ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

[illegible]

ZOOLOGIE

[illegible]

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIV

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain.

1902

LE DESSIN

DES AILES DES LÉPIDOPTÈRES

RECHERCHES SUR SON ÉVOLUTION DANS L'ONTOGENÈSE ET LA PHYLOGENÈSE DES ESPÈCES SON ORIGINE ET SA VALEUR SYSTÉMATIQUE

Par Mlle la Comtesse M. VON LINDEN

DOCTEUR RER. NAT., LAURÉAT DE L'INSTITUT DE FRANCE

« Die Zeichnungen und Farben der Schmetterlinge, als Artmerkmale derselben, sind ebenso viele Buchstaben, welche eine so klare und eindringliche Sprache reden, dass niemand, der die Wahrheit sehen will, sie missverstehen kann. Wie die Blätter eines offenen Buches stellen uns diese Schriftzüge auf den Flügeln unserer Falter die Gesetze der Entwicklung, Gewordensein und Werden dar.

TH. EIMER (*Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen*, Iéna, 1895).

INTRODUCTION

Dans mon premier travail sur ce sujet, qui a été incorporé dans celui-ci, et qui a été l'objet d'un Rapport de M. Edmond Perrier, à l'Académie des sciences de Paris (1), je m'étais posé la question suivante : *La généalogie des espèces, chez les Papillons, est-elle inscrite sur leurs ailes?*

Pour arriver à la solution de ce problème, j'avais étudié l'évolution que présentait le dessin dans la chrysalide des Papillons : *Papilio podalirius* L., *P. machaon* L., *Thais polyxena* Schiff., *Vanessa levena* L., et *V. urticæ* L. Mes observations ont montré, ce dont on doutait, que le dessin

(1) Séance du 10 janvier 1898.

des ailes des espèces primitives se développait progressivement et que les différentes étapes de son évolution étaient identiques à celles qui nous ont été conservées dans la succession généalogique des espèces appartenant à la même série. J'ai pu soutenir enfin que les mêmes lois gouvernaient l'évolution du dessin pendant son ontogenèse et pendant sa phylogenèse. Les phénomènes de la patrogonie se montrent de la manière la plus frappante dans l'évolution du dessin chez des espèces qui représentent un type primitif. Plus l'ornementation atteint un degré avancé, plus elle est modifiée, moins grand sera le nombre de formes ancestrales qui se succéderont sur les ailes du Papillon pendant sa vie chrysalidaire (tachygenèse ou ausélection embryogénique). Pour illustrer cette loi, nous avons suivi d'un côté l'évolution du dessin chez *Papilio podalirius* et chez *Vanessa levana*, qui, tous les deux, représentent des types peu avancés, et de l'autre, chez *P. machaon* et chez *V. urticæ*, dont le dessin a subi des modifications plus importantes.

Dans l'analyse critique que M. Perrier a donnée de mon mémoire, en séance publique de l'Académie des sciences, le 10 janvier 1898, il se demande pourquoi mon choix s'était porté sur les genres de Papillons moins primitifs, plutôt que sur d'autres formes plus anciennes et de coloration plus simple. Il est vrai que je n'ai pas motivé mon choix, mais les raisons qui m'avaient déterminée à commencer mes recherches avec les *Papilio* et les *Vanesses* étaient très simples et de deux sortes : En premier lieu, il me fallait choisir un genre de Lépidoptère bien étudié quant au dessin, pour pouvoir décider si les phénomènes de la patrogonie dominent ou non dans l'évolution du dessin et de la couleur. Ces recherches préparatoires qui devaient servir de base à mes déductions n'avaient été faites que pour les *Papilio*, et ce n'était donc que des représentants de ce groupe, que je pouvais attendre une réponse satisfaisante à ma question. En second lieu, je m'étais proposé d'aborder le problème de l'origine du dessin et des condi-

tions physiologiques de l'ornementation des ailes des Lépidoptères. Ce désir me décida à recourir aux Vanesses, qui, à ce point de vue, semblaient toutes désignées, et dont je pouvais attendre les meilleurs résultats, depuis que les expériences de Standfuss et d'autres avaient commencé à faire connaître les causes qui agissent dans la métamorphose du dessin.

Peu de temps après que j'eus achevé les recherches qui faisaient le sujet de mon premier mémoire, parut la seconde partie de la « Entstehung der Arten », de Eimer et Fickert, intitulée : *Orthogenesis der Schmetterlinge.* Dans cet ouvrage, les auteurs avaient étendu leurs recherches sur l'évolution phylogénétique du dessin et de la couleur, commencées avec les *Papilio*, à un grand nombre de genres et d'espèces de tous les ordres de Lépidoptères. Eimer et Fickert trouvent que la transformation du dessin s'opère ici suivant les lois déjà données pour le genre Papilio ; ces lois seraient donc d'une application générale. Il résulte de là que, même un dessin en apparence aussi compliqué que celui des Papillons feuilles dérive d'un type semblable à celui de *P. podalirius* et n'acquiert son aspect particulier qu'à la fin d'une métamorphose dont les commencements se manifestent déjà dans le dessin de nos Vanesses. Dans tous les ordres des Lépidoptères, on trouva moyen de réduire le dessin à des schémas semblables ou identiques à celui de *P. podalirius* et de déterminer les directions que l'évolution avait prises dans la succession des espèces, sous l'influence du développement organique sans l'intervention de la sélection. Ce nouvel ouvrage et les expériences récentes qui ont été faites sur l'influence des facteurs ambiants, sur l'évolution du dessin de divers Papillons, ont ouvert un nouveau terrain à nos recherches sur l'ontogenèse de l'ornementation des Lépidoptères.

Je me consacrerai donc surtout à l'étude des formes dont le dessin a déjà donné lieu à discussion ; mais j'aurai aussi à parler de représentants qui ont été jusqu'ici négligés au

point de vue de leur évolution. Mon attention a surtout été appelée sur le groupe des *Géométrides*, car j'espérais trouver là des types d'ornementation encore plus anciens qu'ils ne nous ont été conservés dans l'ordre des Rhopalocères.

Pour pouvoir discuter quelles causes morphologiques et physiologiques ont pu contribuer à la première apparition du dessin, et ont pu amener ensuite les modifications qui se manifestent dans la succession des espèces, je fus obligée d'étudier aussi le dessin des autres insectes qui appartiennent à des groupes encore plus primitifs que les Lépidoptères.

Les résultats atteints daus cette direction ont répondu à mon attente. *J'ai trouvé dans le dessin des Éphémérines, un type qui représente le point de départ non seulement du dessin des Lépidoptères, mais aussi de celui des autres insectes.*

Les rapports de cette ornementation primitive avec la structure de l'aile sont évidentes chez les Éphémérines, et l'histologie de l'aile chez le Papillon, dans le commencement de sa métamorphose, nous montre une relation semblable.

En observant l'ordre de succession des couleurs, leur manière de répondre aux influences du dehors, en étudiant leur distribution dans les différents organes et leur constitution chimique, j'ai tenté d'aborder aussi *le problème de l'origine des couleurs.* Si je n'ai pas encore pu jusqu'ici obtenir la solution du problème, j'ai du moins réussi à pousser mes recherches assez loin pour donner une idée du rôle que les substances colorantes jouent dans l'organisme de la nymphe et du Papillon.

En me basant sur l'ensemble des résultats, j'ai enfin essayé de préciser *les rapports existant entre le développement du dessin et de la couleur et l'évolution des espèces*, et de baser ces changements sur les transformations morphologiques et physiologiques qui se sont opérées pendant la phylogenèse des genres et des espèces.

La première partie de ce mémoire s'occupera *de l'évolution du dessin dans l'ontogenèse des Papillons* énumérés plus bas,

et je poursuivrai mes recherches dans l'ordre que j'avais déjà admis pour mon premier travail sur ce sujet. J'essayerai d'établir que l'évolution du dessin, comme Eimer croit pouvoir le soutenir, se manifeste d'une manière semblable dans les Rhopalocères, dans les Hétérocères, les Géométrides et les Microlépidoptères ; et je chercherai à établir entre leurs genres un ordre probable de succession généalogique.

Une seconde partie traitera du *dessin des Neuroptères*, *des Orthoptères*, *des Homoptères et des Diptères*, et je comparerai ces modifications avec celles des Lépidoptères.

La troisième partie aura pour sujet l'*origine du dessin et des couleurs* et contiendra des études sur l'*histologie de l'aile du Papillon et sur le rôle physiologique et la constitution chimique des couleurs.*

Un résumé général terminera le mémoire et permettra d'y ajouter quelques mots sur la *valeur systématique de l'ornementation des ailes* chez les insectes, principalement chez les Lépidoptères.

PREMIÈRE PARTIE

Recherches sur l'ontogenèse du dessin de quelques papillons par rapport à leur phylogenèse.

César Schäffer [**16**] fut un des premiers qui se soient posé la question si les couleurs qui composent le dessin des papillons paraissent immédiatement avant que l'insecte parfait quitte son fourreau, ou si ces couleurs se développent l'une après l'autre dans un certain ordre et dans une disposition variable. Il fut poussé à faire ces recherches par les études de *Weismann* [**3** *i*] et de *Eimer* [**7** *a*] qui avaient montré que les chenilles, ainsi que les animaux vertébrés parcourent pendant leur ontogenèse des phases plus ou moins primitives, avant d'atteindre leur dessin définitif dans l'animal adulte. Dans le cas que des analogies se manifestent dans le développement de la chrysalide des papillons, *Schäffer* espérait obtenir des relations importantes pour la phylogenèse des papillons. Les résultats de ses recherches ne répondirent pourtant pas entièrement à ses espérances, parce que les phases du dessin de *Vanessa urticæ* qu'il avait observées portaient déjà les caractères principaux de l'insecte parfait. Il put cependant constater que la bande marginale de l'*aile inférieure* sur laquelle se trouvent les taches bleues falciformes se compose d'une rangée de taches noires. Les taches bleues, d'abord blanches, étaient bordées d'écailles noires qui devinrent de plus en plus nombreuses et formèrent à la fin la bande continue. Sur les *ailes supérieures*, la bande marginale paraît dès le commencement dans sa forme définitive, comme bande noirâtre contenant des

taches claires. *Schäffer* tira la conséquence : *que partout où nous trouvons des rangées de taches dans l'aile inférieure, le dessin doit être regardé comme plus primitif que celui des formes avec une bande marginale continue.* En outre *Schäffer* avait observé que le dessin sur les ailes supérieures et inférieures ne paraît pas en même temps et ne se développe point également vite. Il put constater : *que le dessin de l'aile inférieure se développe plus lentement que celui de l'aile supérieure.*

Sans connaître les études de Schäffer, *van Bemmelen* [4] fit des recherches sur le même sujet et trouva aussi que les couleurs paraissent assez soudainement pendant les deux derniers jours de l'état de chrysalide. Auparavant, les ailes des chrysalides que *van Bemmelen* avait observées étaient de couleur jaunâtre qui changeait plus tard en brun clair. De très bonne heure déjà *van Bemmelen* observait à la place où plus tard apparaissent les bandes II, III (nommées par Eimer), une rangée de taches blanches cernée de taches noires en forme de faucille. Les taches blanches qui se trouvaient dans la troisième cellule du bord externe et dans les six cellules marginales furent regardées par *van Bemmelen* comme *des restes d'un dessin très primitif commun à toutes les Nymphalides, et conservé plus ou moins complètement dans le dessin marginal des différentes espèces.* Sur les ailes de *Vanessa cardui*, la place où les nervures discocellulaires se trouvent était au commencement aussi moins foncée que l'entourage. La tache claire disparue, on voyait une rangée de trois taches au milieu du bord externe, et en même temps des taches claires se montraient dans les cellules marginales de l'aile inférieure. Chez *Vanessa urticæ* dont le dessin, d'après l'opinion de *van Bemmelen*, est moins primitif, les taches claires dans la bande II, III disparaissent à mesure que la couleur rouge se montre, trente-six heures avant que le papillon s'envole. Les éléments noirs du dessin ne se développent pas au-dessus, mais latéralement des diverses taches en forme de faucille qui cernent les taches claires dans la bande II, III ; douze heures plus tard, la cou-

leur rouge est suivie de noir et de bleu. *Van Bemmelen* trouva que, comme *Schäffer* avait observé, le dessin apparaît *plus tard dans l'aile inférieure que dans l'aile supérieure.* Pendant la plus grande période de l'état de chrysalide, les ailes inférieures sont de couleur brun clair et la rangée de taches marginales peut être observée peu de temps avant que les couleurs définitives apparaissent.

Tandis que *Schäffer* fut poussé par ses recherches à conclure : *que le dessin de la chrysalide montre tous les caractères principaux du papillon et que des changements moins visibles mais quand même importants pour la phylogenèse des papillons se produisent à la fin de l'état de chrysalide, van Bemmelen* au contraire soutient : *que les ailes de la chrysalide, dès le moment où les écailles paraissent, jusqu'à l'état définitif, montrent des dessins qui diffèrent beaucoup de celui de l'insecte parfait.*

Le point de vue que *Urech* s'est formé à la suite de ses recherches est directement opposé aux opinions de *Schäffer* et de *van Bemmelen. Urech* croit *que le dessin du papillon de* Vanessa urticæ *et* io *se montre dès le commencement déjà avant que les couleurs paraissent, dans son état définitif et que ce dessin reste invariable pendant tout le développement chrysalidaire.* Il résume que la disposition du dessin est un caractère plus ancien que les *différentes couleurs* et que toutes les formes intermédiaires du dessin sont effacées dans le développement abrégé de l'ontogenèse. D'après son opinion, il est de grande importance, pour éclaircir les phénomènes de la phylogenèse des papillons, que les couleurs du dessin se succèdent dans un certain ordre. Il a observé que chez *V. io*, *V. antiopa*, *V. atalanta* et *Pieris brassicæ* les couleurs se développent d'une matière rose dans l'ordre suivant : d'abord on voit paraître sur certaines parties de l'aile *la couleur jaune*, sur d'autres, un peu plus tard, *le rouge* et *le brun* et, à la fin du développement, *le noir*. Les couleurs se suivent donc dans le même ordre que les couleurs du spectre solaire considérant l'accroissement de leur influence calorique qui est proportionnel à la longueur des ondu-

lations lumineuses. *Urech* croit que cette succession de couleurs s'est produite sous l'influence d'un climat devenant de plus en plus chaud. Il suppose que les papillons, qui représentent les formes les plus primitives dans la phylogenèse, étaient de couleur blanchâtre. Pour parvenirà leur dessin d'aujourd'hui, le blanc se doit être transformé totalement ou partiellement en jaune, le jaune partiellement en rouge, et à la fin une partie de ce rouge en brun ou en noir. Si le blanc n'avait été transformé que partiellement en jaune, les parties restées blanches se seraient ensuite changées en rouge, en brun ou en noir. Dans l'ontogenèse, nous voyons que les écailles blanchâtres reçoivent tout de suite leurs couleurs définitives et *Urech* attribue ce phénomène à un développement abrégé qui se manifeste toujours dans le développement de l'individu. *Urech* à basé sur ces observations des suppositions sur l'âge phylogénétique de nos Vanesses, qui ne s'accordent pas avec les résultats que *Schäffer* et *van Bemmelen* avaient obtenus par leurs études.

Ces derniers ont trouvé que *Vanessa atalanta* qui a conservé la rangée de taches blanches sur l'aile supérieure et la rangée de taches foncées sur l'aile inférieure nous montre une disposition très primitive tandis que *Vanessa urticæ* et *polychloros* ont obtenu un dessin plus avancé. *Urech*, au contraire, place *Vanessa urticæ* et *polychloros* au commencement et *Vanessa atalanta* à la fin de sa série phylogénétique.

Aussi pour l'ontogenèse du dessin des *Papilio*, des recherches ont été faites, qui avaient pour but l'étude des rapports phylogénétiques de ces papillons. *Erich Haase* [4] a fait des recherches sur *Papilio philenor* L, *P. asterias* L, *P. machaon* L, *P. turnus* L et *P. podalirius* L, et fut convaincu, quoi que le petit nombre de chrysalides qu'il avait à sa disposition l'empêchât d'établir une série continue, *que le dessin n'est point déjà développé dans les premières phases de l'état de chrysalide, et qu'il ne reste pas constant pendant le développement de l'aile*, il constate, au contraire, que le

dessin des *Papilio* se développe dans la chrysalide, dans des *directions bien déterminées*. En outre, *Erich Haase* nous donne les détails suivants :

Le fond des ailes était, chez tous les papillons susnommés, d'abord transparent, puis d'un blanc sale qui, sous l'influence de la lumière, devint plus foncé. *Le dessin des ailes inférieures se développe plus rapidement que celui des ailes supérieures*. Les taches en forme de faucille dans les cellules marginales se composent d'un centre blanc cerné de noir. De la bande de parade, on ne voit que la bande noire limitant la zone orange extérieurement. La bande de parade est entrecoupée par les nervures de l'aile qui, alors, ne portent pas d'écailles. A une époque plus avancée, la bande de parade s'étend aussi sur les cellules marginales, où elle manque chez l'insecte parfait.

Nous pouvons donc soutenir, quoique l'opinion des savants qui ont tenté de dévoiler les relations qui existent entre l'ontogenèse et la phylogenèse du dessin des papillons diffère sous plusieurs rapports : *que le dessin des chrysalides se développe peu à peu et se compose d'un nombre d'éléments qui se groupent d'une manière caractéristique pour chaque espèce et dont l'ensemble forme le dessin du papillon*.

Les résultats de mes recherches suivantes tendent à déterminer *jusqu'à quel degré des directions déterminées se laissent admettre dans le développement du dessin de la chrysalide et en quel rapport ces directions se trouvent avec celles qui ont été trouvées par Eimer pour la phylogenèse des papillons*.

Avant d'entrer dans le détail, il faut que je dise en quelques mots de quelle méthode je me suis servie et quel est le schéma sur lequel je rapporte les divers dessins :

J'avais à ma disposition des chrysalides qui se trouvaient dans les phases de leur développement les plus différentes. Les chrysalides se trouvaient en petite partie dans une température haussée artificiellement. Les ailes des chrysalides que j'avais débarrassées de leur fourreau furent examinées dans une solution de sel (0,6 p. 100), dans de la térébenthine

vénitienne, dans du baume de Canada ou bien dans de la gélatine glycérinée. Pour les ailes très jeunes, la première et la dernière manière étaient préférables, parce que les membranes minces et transparentes se contractaient beaucoup dès qu'on les mettait dans de l'alcool. Les ailes plus développées furent jetées dans de l'alcool absolu aussitôt que je les eus retirées de leur fourreau et puis je les enfermai dans de la térébenthine vénitienne ou bien après les avoir passées dans du xylol, dans du baume de Canada. Pour les inclure dans de la gélatine glycérinée, il fallait les mettre un moment dans de l'eau. Si je les laissais trop longtemps dans l'eau ou l'alcool faible, les matières colorantes qui étaient déposées dans les membranes ou bien dans les écailles, se dissolvaient ; mais aussitôt que l'aile avait obtenu sa dernière teinture, l'eau n'avait plus cet effet.

Nous entendons sous le *dessin* d'un papillon, la disposition caractéristique des différentes couleurs qui paraissent sur les ailes. Il faut distinguer la *couleur du fond* qui se développe plus tôt que les couleurs qui forment le dessin et qui sont régulièrement plus foncées que la première. Les éléments du dessin se composent de réunions d'écailles de couleur différente du fond de l'aile. Les écailles formant le dessin sont rangées en *bandes* ou en *taches* qui, si elles s'étendent parallèlement à l'axe du corps, sont nommées des bandes *longitudinales*, et *transversales* si elles traversent l'aile dans une direction perpendiculaire à la première.

Les espaces qui séparent les bandes du dessin ont le nom de *rubans* ou de *zones*.

Si le dessin se compose de taches, nous pouvons les rapporter à des fragments de bandes longitudinales.

Les bandes et les taches qui forment le dessin de l'aile se trouvent toujours aux *mêmes places, déterminées par le cours des nervures*. Tous les éléments du dessin peuvent être mis en rapport avec le schéma que *Eimer* a établi pour le *Papilio podalirius*.

Ce *schéma fondamental* se compose de *onze bandes longi-*

tudinales qui traversent l'aile supérieure ainsi que l'aile inférieure. Ces bandes restent séparées ou bien elles se fondent et forment des complexes plus ou moins étendus.

Les bandes I-V se trouvent sur la partie *latérale* de l'aile, les bandes VI-XI sur sa partie *basale* et dans la cellule discoïdale. La bande I *borde la marge de l'aile supérieure*, elle se compose souvent de deux stries étroites qui s'élargissent peu à peu et se réunissent à la fin. Parfois cette bande longitudinale se transforme en une ligne en zigzag, dont les angles saillants se trouvent au bout des nervures du bord marginal. La largeur de cette bande est variable. Les bandes II et III primitivement séparées se fondent ordinairement plus tard. La bande III *traverse la base de la cellule d'enfourchement* et diffère en longueur et en largeur, elle se prolonge d'un côté jusqu'au bord externe de l'aile, de l'autre jusqu'au premier rameau de la médiane, ou bien elle se fond beaucoup plus tôt avec la bande II. La bande IV traverse *le point de ramification du premier rameau de la subcostalis et ne dépasse pas la submédiane.* Elle se fond avec la bande III ou V. La bande V *borde les nervures discocellulaires extérieurement* et s'étend jusque dans la cellule marginale VI, elle est limitée parfois par la médiane. La bande VI est *située en dedans de la cellule discoïdale, elle borde les nervures discocellulaires* et se prolonge rarement plus loin que la bande V. La bande VII est très variable, si elle est présente, elle est située *dans la cellule discoïdale, un peu avant la seconde ramification de la médiane ;* elle se prolonge rarement vers le bord interne. Les bandes VIII et IX se trouvent un peu *au devant ou bien sur la ramification du premier rameau de la médiane* et se prolongent plus ou moins vers le bord externe et interne. La place de la bande X paraît être fixée par la *ramification des trachées qui traversent la cellule discoïdale.* La bande XI est la *plus proche de la racine de l'aile*; elle occupe l'angle formé par la subcostale et la médiane. Les deux dernières bandes sont de longueur variable chez les différentes espèces de papillons.

Le dessin des chrysalides que j'ai examinées montre qu'il y avait primitivement aussi dans l'aile inférieure onze bandes. Vers la fin de la métamorphose, ces bandes se fondent et disparaissent, et c'est pour cela que nous en trouvons chez l'insecte parfait un plus petit nombre que chez la chrysalide. Cette réduction dépend probablement de la forme des ailes inférieures qui, en comparaison avec les ailes supérieures, est bien modifiée.

Chez les *Vanesses* le nombre de bandes sur l'aile inférieure est plus grand que chez les *Papilionides*.

Les bandes I et II *bordent dans l'aile inférieure*, comme sur l'aile supérieure, la *marge*, et la dernière (II) se réunit souvent à la bande III qui apparaît comme une strie étroite. La bande III se fond parfois aussi avec la bande IV. La bande IV est de largeur variable, parfois elle se joint à la bande V, qui *borde généralement les nervures discocellulaires en dehors*. La *limite interne de ces nervures* est formée par la bande VI. La bande VII manque souvent (*Podalirius*), chez les *Vanesses*, et chez *Thais polyxena* elle se fond avec VI et se trouve, comme dans l'aile supérieure, *devant l'enfourchement du second rameau de la costale*. La bande VIII est située *au-dessous de l'enfourchement du second rameau*. Les bandes IX et X qui se fondent souvent, se trouvent *sur la première ramification de la costale*. La bande XI occupe l'angle formé par la subcostale et la médiane.

Nous verrons plus loin que ces bandes subissent diverses métamorphoses qui dépendent en plus grande partie de la *forme de l'aile* et du *cours des nervures*. Mais les changements qui se produisent dans le dessin ne sont jamais si grands, qu'il ne serait pas possible de reconnaître dans les plus petits fragments du dessin, les restes du dessin fondamental qui se présente sur les ailes du *Papilio podalirius*.

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

A. Rhopalocères :

Papilio podalirius L.
P. machaon L.
Thais polyxena L.
Thais rumina L.
Thecla quercus L.
Vanessa levana L.
V. urticæ L.
V. io L.
V. atalanta L.
Limenitis sibylla L.
Argynnis paphia L.

B. Hétérocères :

Deilephila porcellus L.
Hylophila prasinana L.
Lasiocampa potatoria L.
Gastropacha quercus L.
Platisamia cecropia.
Drepana falcataria L.
Harpyia vinula L.
Notodonta tremula CL.
Gonophora derasa L.
Thyatira batis L.

Géométrides :

Tonosoma linearia Hb.
Rumia luteolata L.
Abraxas grossulariata L.
Eupithecia tamarisciata Frr.

Papilio podalirius L. (Pl. III, fig. 12-15).

Pour faire mes études, je me servis d'un nombre de chrysalides de ce Papillon, qui avaient passé l'hiver au froid. Après les avoir transférées au mois de février dans la chambre chauffée, je me mis à en ouvrir quelques-unes, et je pus constater que chaque aile du Papillon se composait alors d'une paire de membranes fragiles et encore diaphanes, qui, enfermées dans de la térébenthine vénitienne, paraissent blanchâtres quand la lumière les pénétrait, et jaunâtres à la lumière réfléchie. Vers le milieu du mois de mars, la couleur de l'aile était devenue plus foncée et on apercevait au

microscope sur la membrane supérieure des écailles minces et transparentes. Les membranes elles-mêmes avaient perdu leur transparence et contenaient une coagulation incolore qui était interposée aux rangées de cellules dont les écailles tirent leur origine. Au mois d'avril, les ailes, alors d'un jaune rougeâtre, s'étaient consolidées, de sorte qu'on pouvait les retirer facilement de leur fourreau sans les déchirer. Les écailles contenaient, en partie du moins, la coagulation incolore qui se trouvait en outre entremêlée à de petits grains de couleur carmin entre les membranes des ailes. Les parties chitineuses des écailles étaient d'un jaune très clair, un peu plus foncées sur les parties des ailes où se trouvent plus tard les bandes noires qui composent le dessin du Papillon. Je fis l'observation que le pigment carmin dont nous avons parlé, augmentait considérablement, aussitôt que les chrysalides furent exposées à une chaleur intense.

Sur les ailes supérieures de plusieurs chrysalides, on aperçoit déjà les premières traces du dessin définitif en forme de bandes longitudinales d'un gris jaunâtre (fig. 12 *a*). Ce coloris est causé par des écailles dont la partie basale et apicale est brun foncé. Les écailles sont distribuées, de sorte que nous pouvons reconnaître les bandes qu'*Eimer* a nommées III, V, VI, VII et VIII. Les bandes V et VI qui bordent les nervures de la cellule discoïdale sont, dès le commencement jusque vers la fin du développement de l'aile, les plus prononcées. La bande IX est marquée par une légère ombre. Les parties des bandes qui se trouvent dans la cellule discoïdale paraissent les premières, nous les voyons se prolonger ensuite vers le bord interne, et à la fin vers le bord externe.

Sur l'aile inférieure (fig. 12 *b*) *nous apercevons dans les cellules marginales* 6 *et* 8 *deux taches oblongues de couleur orange qui entourent* plus tard la prunelle de la tache ocellée de l'insecte parfait et dans les cellules 3 et 4, des taches de la même couleur qui appartiennent à la bande de parade.

La figure 13 a, b, *nous montre les ailes du* Papilio podalirius *dans un état plus développé.* Les bandes primitives de l'aile

supérieure se sont allongées vers le bord interne et ont augmenté de nombre.

Sur l'aile inférieure, nous trouvons maintenant les bandes marginales I et II.

Les huit bandes sur l'aile supérieure représentées dans la figure 14 a *sont devenues plus foncées et prononcées.* La bande I se compose de deux lignes noires parallèles, qui sont séparées par un ruban étroit de couleur du fond; la plus externe des lignes est la plus foncée. La bande II se rapproche de la bande III dans la cellule marginale IV.

La bande III commence au fond de la cellule d'enfourchement et s'étend jusqu'à la première branche médiane. La bande IV commence sur la première ramification de la subcostale; elle n'atteint pas le bord externe et se réunit à la bande V. Les bandes V et VI, toujours encore les plus foncées, se fondent vers la troisième ramification de la médiane et terminent en diminuant de largeur.

Les bandes VII et VIII qui touchent la seconde et la première ramification de la médiane, s'étendent de la subcostale au bord interne.

Avant de se terminer, ces bandes se rajeunissent en se fondant. Une tache noire au-dessus de l'enfourchement des trachées qui avaient traversé la cellule discoïdale, marque la place où nous apercevons bientôt la bande X.

Les taches composant le ruban de couleur orange qui traverse les ailes *inférieures* sont bordées par des lignes noires; la bande marginale II est devenue plus large.

Le dessin des ailes de la chrysalide représenté dans la figure 15 *est de grande importance pour comprendre les rapports phylogénétiques de notre Papillon.* Sur un fond jaune clair, nous comptons sur l'aile *supérieure* dix bandes noirâtres, le nombre ordinaire qui compose le dessin de l'insecte parfait. La couleur et les dimensions des bandes n'ont pas encore atteint leur développement définitif.

La bande I est comme auparavant divisée en deux lignes foncées, mais les écailles jaunes sur le ruban qui les sépare

sont mêlées de noires, ce qui annonce leur réunion prochaine. Les bandes I, II, III atteignent maintenant le bord externe, tandis que les autres bandes ne se prolongent que par un petit nombre d'écailles noirâtres parsemées entre les jaunes. Tout cela nous rappelle le dessin des *P. glycerion*, *P. alebion* et *P. paphus*, une analogie qui existe aussi entre le dessin des ailes inférieures.

Sur cette dernière, *fig.* 15 *b*, les taches oranges oblongues formant la prunelle de l'œil confluent dans un seul complexe et se joignent aux taches oranges dans les cellules marginales qui composent alors une zone continue traversant l'aile depuis l'œil jusqu'au bord externe. La zone orange est bordée, de chaque côté, d'une bande noire. La bande interne se compose de deux lignes séparées par les nervures discocellulaires ; elle ne touche pas immédiatement à la zone orange, elle en est séparée par une étroite raie d'écailles jaunes. Ces deux fragments dont la bande noire se compose, se fondent plus tard et prouvent *que les bordures foncées de la zone orange correspondent aux bandes IV, V et VI de l'aile supérieure et non à la bande IX, comme Eimer le suppose.*

Les bouts internes des trois bandes se réunissent aux trois bandes qui traversent la moitié basale de l'aile, et limitent la partie interne de la tache ocellée. Entre la zone orange bordée de noir et les bandes marginales, se trouve une étroite ligne foncée qui représente la troisième bande, mais qui ne s'étend que du bord externe jusque dans la troisième cellule marginale.

Les deux bandes marginales qui se composent de taches en forme de faucille ont beaucoup augmenté de largeur. Les taches claires qui les séparent sont aussi falciformes ; elles ont diminué et sont marbrées, en partie du moins (dans les espaces internervuraux 6, 7 et 8) d'écailles foncées. Les taches noires dans les espaces 7 et 8 appartenant à la bande marginale II sont devenues plus larges dans leur partie inférieure. La bande I se prolonge dans la queue de l'aile et

forme avec la bande II, la pupille de la tache ocellée.

Il me semble de même très important pour éclaircir la phylogenèse du Papilio podalirius *que les trois bandes sur la partie basale de l'aile inférieure sont séparées distinctement.* J'ai même observé que l'une de ces trois bandes se compose parfois de deux fragments distincts. La plus externe des bandes, qui probablement correspond à VIII dans l'aile supérieure, commence près de la racine de l'aile et finit dans la cellule discoïdale. La seconde qui, primitivement, est divisée en deux, sera analogue aux bandes IX et X. Cette dernière longe la médiane et son premier rameau, et s'étend jusqu'à l'ocelle où elle se réunit avec la bande II. La bande XI borde le côté marginal de la submédiane. Cette disposition des bandes nous rappelle aussi le dessin de *Papilio glycerion* Gray.

Pendant les phases suivantes du développement de la chrysalide, toutes les bandes qui composent le dessin du Papillon deviennent plus larges et plus longues (fig. 16). Sur l'*aile supérieure*, les bandes V, VI, IX et X (fig. 16 *a*) traversent la surface entière, II, III, est prolongée jusqu'au sixième espace internervural. Plus tard les dernières et la première bande atteignent aussi les bords de l'aile. Les bandes II, III et V, VI se fondent plus ou moins complètement.

Une métamorphose analogue se produit dans le dessin de l'*aile inférieure* (fig. 16 *b*). Il en résulte que les taches jaune clair, en forme de faucille, qui, jusqu'alors, avaient séparé les bandes marginales, disparaissent complètement, que les bandes sur la moitié basale de l'aile se fondent et que la zone orange est sujette à un développement régressif, occasionné par des écailles sombres entremêlées au jaune orange.

Ces changements nous montrent de quelle manière le dessin qui ressemblait au *Papilio glycerion* Gray s'est transformé pendant la phylogenèse en celui du *Papilio podalirius* L., et quelles métamorphoses le dessin du *Papilio podalirius* doit subir pour obtenir les caractères de la *variation méridionale.*

Les transformations dans le dessin de la chrysalide du *Papilio podalirius* se produisent d'après les règles suivantes :

1° Le dessin du *Papilio podalirius* se compose, dès le commencement, de *bandes longitudinales*. Avant que les écailles noires paraissent, l'aile entière est de couleur jaunâtre, comme plus tard le fond de l'aile.

2° Les bandes sont distribuées d'une manière caractéristique qui semble être en rapport avec la position des nervures parce que les bandes sont ordinairement situées aux points de ramification, au bout ou bien le long des nervures.

3° Nous observons que les bandes se succèdent *dans un certain ordre*. Sur l'aile *supérieure*, les bandes qui bordent les nervures discocellulaires paraissent les premières et sont suivies par VIII, X, III, I, II. Les *parties centrales* des bandes sont colorées les premières, puis les *parties internes* et finalement les *parties externes*. La bande marginale I se compose d'abord de deux lignes parallèles qui s'unissent vers la fin du développement. Sur l'aile *inférieure*, on observe d'abord la tache ocellée et la partie orange de la bande de parade, ensuite les bandes marginales, les bandes bordant la zone orange et, en dernier lieu, les bandes situées sur la moitié basale de l'aile. La *bande de parade* et la *tache ocellée* sont sujettes aux métamorphoses suivantes : la partie orange de l'ocelle et le bout externe de la zone orange de la bande de parade paraissent d'abord. La zone se prolonge plus tard jusqu'à l'ocelle; vers la fin du développement elle est interrompue par des écailles noires qui s'entremêlent aux jaunes.

4° Il résulte de la succession des couleurs du dessin, que la couleur *jaune* est formée la première et que *l'orange* précède le *noir*.

5° C'est pour cela que l'aile *inférieure* est différenciée *avant l'aile supérieure*. Les ailes inférieures subissent en outre pendant leur développement, de plus grands changements que les supérieures. Elles obtiennent de meilleure heure

leur couleur définitive et sont caractérisées dans leur état primitif par un dessin plus élevé qui se compose plutôt de taches que de bandes longitudinales. C'est aussi par la tendance prononcée des bandes dans l'aile inférieure de se confondre, que le dessin de l'aile nous fait l'impression d'être plus avancé que celui de l'aile supérieure. Il est probable que tous ces caractères dépendent plus ou moins de la forme modifiée de l'aile inférieure, mais néanmoins ce phénomène justifie la supposition d'un développement du dessin en direction *postérieure-antérieure*.

Des règles analogues ont été établies par *Eimer* [7 *a*] sur des arguments qu'il a obtenus en étudiant le développement phylogénétique du dessin des Papillonides. La forme du dessin qui lui semble une des plus primitives se montre sur les ailes des papillons *P. alebion*, *P. glycerion et P. paphus*. Ce dessin est caractérisé par un manque général d'écailles noires, ce qui explique pourquoi plusieurs bandes et plusieurs fragments de bandes réunis chez les autres formes sont séparés ici par des rubans plus ou moins larges de couleur jaune. A mesure que le dessin se perfectionne, les bandes noires deviennent plus larges, et se fondant en partie, composent le dessin du *P. podalirius*. Dans l'aile inférieure, la bande de parade qui, chez *P. glycerion*, est encore prolongée jusqu'à la tache ocellée, se sépare de l'œil par le même procédé que nous venons de suivre pendant l'ontogenèse du *P. podalirius*. *Eimer* a donc raison s'il dit que l'ocelle se sépare de la bande de parade, quoi qu'elle ne puisse pas être regardée comme un fragment qui s'est séparé primairement de la zone orange, car, comme nous avons vu, les deux dessins ne sont point en rapport dans la première phase de leur ontogenèse. Ils tirent leur origine, au contraire, des parties de l'aile diamétralement opposées et se réunissent bien plus tard pour se séparer par un procédé secondaire. Cette interprétation ne restreint point l'importance théorique qui provient de l'identité des résultats de nos recherches qui montrent clairement *que les formes Alebion*, *Glycerion et*

Podalirius sont en rapport phylogénétique, peut-être pas même très reculé.

Les premières traces du dessin de *Papilio podalirius* ressemblent non aux formes de la faune *asiatique européenne* et *africaine*, mais bien plus à ceux de la faune *américaine*. Les bandes courtes et étroites sur les ailes supérieures, la bande II manquant, l'apparition retardée des bandes dans l'aile inférieure à l'exception des bandes marginales, tout cela forme des caractères que nous observons chez les *Papillons américains*. La question se pose maintenant, si la forme typique de laquelle d'un côté les *Papilionides asiatiques, européens* et *africains* et de l'autre côté les *Papilionides américains* tirent leur origine, se rapproche davantage de l'*Agesilaus-Protesilaus* ou bien du *Alebion-Glycerion*. Avant de donner la réponse définitive à cette question, il faudrait savoir quelles sont les premières phases ontogénétiques dans le dessin des *Papillons américains*, ainsi que de l'*Alebion* et du *Glycerion*.

En attendant, il faut se contenter d'avoir prouvé par la phylogenèse ainsi que par l'ontogenèse, que les *Papilio alebion*, *glycerion* et *podalirius* sont par leur dessin en rapport immédiat et que les *Papillons américains*, en ce qui concerne les mêmes caractères, se trouvent soit par génépistase, soit par un développement régressif, dans une phase de développement bien primitive.

Les études de *Eimer* tendent aussi à prouver : *que les mêmes influences qui occasionnent la variation des individus forment aussi les espèces*. Si cette supposition est juste, il devrait être possible de produire par l'influence d'une température plus ou moins haute sur la chrysalide du Papillon les mêmes transformations qui ont été produites sur le dessin de l'espèce pendant la phylogenèse par l'influence du climat. Les expériences faites avec *Papilio podalirius*, l'année dernière, par *Dr Fickert et moi* et auparavant déjà par *Standfuss* [28] ont prouvé que la température environnant la chrysalide agit en effet sur le développement de son des-

sin. Les chrysalides exposées pendant plusieurs jours à une température de 30° C terminèrent leur métamorphose déjà à la fin de février. *Presque tous les Papillons qui résultèrent de cette expérience se distinguaient par l'accroissement considérable des bandes noires du dessin.* La réunion des bandes II, III et V, VI à la surface des ailes supérieures était devenue à peu près parfaite et toutes les bandes avaient augmenté de largeur. Nous voyons donc que les suppositions de *Eimer* sont à vérifier par l'expérience : *que la température haussée ou abaissée artificiellement a le même effet sur les changements qui se produisent dans le dessin des chrysalides qu'un climat plus ou moins chaud, que le Papillon se développe chaque fois dans la même direction.*

Papilio machaon L. (Pl. IV, fig. 16-20).

Les ailes de la chrysalide de ce Papillon diffèrent déjà de bonne heure par une plus grande consistance, ainsi que par leur couleur jaunâtre, de celles du *Papilio podalirius*. Quand les chrysalides sont encore bien jeunes, la matière qui occasionne la couleur jaune peut être extraite dans de l'eau et dans de l'alcool faible, mais un changement de la couleur de l'aile en rose, comme nous l'avons observé chez *Papilio podalirius* n'a pas lieu. Au commencement, les ailes du *machaon* sont aussi incolores. Le coloris jaune apparaît d'abord le long des nervures puis sur le reste de l'aile. La couleur jaune est causée par une coagulation qui se trouve, de même que chez *podalirius* dans les membranes de l'aile, à la base des écailles. Cette matière est blanche, en couches minces, et jaunâtre si les couches sont plus épaisses. Très rarement on observe à côté de cette pigmentation jaune les grains carmins qui, comme nous venons de voir, étaient très nombreux chez *podalirius*. Les écailles du *machaon* restent longtemps transparentes et incolores. Plus tard, elles contiennent la même coagulation qui se trouve entre les membranes des ailes, et elles ont alors une couleur jaune plus ou moins

intense, selon le nombre des écailles qui se sont superposées. Les parties chitineuses à la racine de l'aile se colorent de très bonne heure en brun noirâtre.

Dans leur première apparence, les dessins du *Papilio podalirius* et du *machaon* diffèrent déjà fondamentalement. Pendant que les bandes noires du *podalirius* apparaissent d'un jour à l'autre *en rangées grisâtres* sur un fond jaune clair uni *qui*, *auparavant*, *ne montre aucune différenciation*, nous trouvons que les différentes parties de l'aile du *machaon* qui, plus tard, se distinguent par leur couleur, *forment*, *déjà avant que la couleur noire apparaisse*, *un dessin qui ressemble d'une manière surprenante au dessin de l'insecte parfait*.

Dans la *figure* 17 *a*, *b*, j'ai essayé d'illustrer les ailes du *machaon* à cette époque reculée du développement de leur dessin. Ce dessin primitif est le mieux visible si nous plaçons l'aile incluse dans de la térébenthine vénitienne sur un fond noir. Nous voyons alors que les parties de l'aile qui portent plus tard les écailles sombres sont encore bien transparentes, pendant que les parties qui conservent la couleur du fond ont à peu près leur teinte définitive. Cela prouve que *Eimer* a parfaitement raison en faisant une différence entre la couleur primaire du fond et la couleur secondaire du dessin. *Le dessin n'est point*, *comme Weismann* [7 *b*] *objecte*, *dans notre idée seulement*, *séparable de la couleur du fond*, *le dessin se montre différent déjà par son origine*.

Les contours principaux du dessin du *Papilio machaon* sont donc fixés avant que nous puissions observer la couleur noire, et expriment si bien les caractères du dessin *du groupe des queues d'hirondelles*, que les changements qui se produisent à mesure que l'aile se développe consistent uniquement à prononcer les caractères de l'*espèce et de la variation*.

Dans la *figure* 18 *a*, *b*, on remarque pour la première fois des écailles noires, qui sont le plus nombreux sur les

bordures, le moins nombreux au centre des bandes. Les parties internes des bandes se colorent avant les parties externes, comme nous l'avons déjà observé chez *Papilio podalirius*. Ces relations sont le plus prononcé sur les bandes marginales et sur la moitié basale de l'aile. Il est remarquable que les bandes V, VI, VIII, situées dans la cellule discoïdale, ne paraissent pas les premières, comme nous l'avions constaté chez *podalirius*. Ce sont les bandes marginales II et III qui, chez *machaon*, se distinguent premièrement par des écailles noires.

Dans l'*aile inférieure* nous trouvons qu'au contraire les bandes sur la moitié basale de l'aile devancent toutes les autres.

A cette époque, les écailles noires sont semées plus clairement en général dans l'aile inférieure que dans l'aile supérieure, mais il y a des exceptions. Les bandes sur la partie basale de l'aile que je vais décrire sont, par exemple, extraordinairement foncées. Les bandes marginales II et III sont indiquées, dans les espaces internervuraux les plus internes, par des taches assez grandes, au reste, par des rangées noires étroites formant les limites des bandes. La partie orange de la tache ocellée devient de plus en plus couleur pourpre, particulièrement dans son centre; elle est plus grande que dans la première phase de son développement et plutôt ronde que carrée. Près de la partie orange de l'œil au bord distal de la tache jaune qui remplit l'espace internervural 7, nous apercevons un complexe d'écailles couleur orange qui correspond tout à fait dans sa forme au segment proximal de la tache ocellée. Deux taches plus grandes et de même couleur se trouvent dans les espaces internervuraux 5 et 6 sur les bandes II et III. Ces taches ont la forme d'un triangle isocèle dont la pointe est tournée vers la racine de l'aile.

Dans les phases de développement plus avancées, nous observons que les bandes II et III dans l'aile *supérieure* reçoivent de plus en plus aussi dans les parties externes leur

dernière teinture et que la partie interne de la première bande devient visible. Dans l'*aile inférieure* nous observons à la même époque dans les espaces internervuraux deux, trois et sept des écailles de couleur orange. Ces dernières forment dans l'espace internervural 2 une tache ressemblant à l'œil, mais plus petite et dans l'espace 7 un dessin représentant des rangées d'écailles. Dans le troisième espace internervural les écailles sont distribuées irrégulièrement.

Dans la *figure* 19 *a*, les bandes marginales I, II, III ont atteint à peu près leur longueur et leur largeur normales. Au milieu des taches dont les bandes se composent, surtout vers la pointe de l'aile, les écailles sont encore peu nombreuses.

La bande IV se compose d'une petite tache d'écailles noires, qui, en partie, se réunissent avec la troisième bande.

Les bandes, dans la cellule discoïdale, ne sont indiquées que par quelques écailles. Les bordures des bandes sur la racine de l'aile sont encore toujours plus prononcées que les bandes elles-mêmes.

Dans l'aile inférieure (fig. 19 *b*) les écailles de couleur noire et orange sont plus nombreuses qu'auparavant. Les bandes II, III sont bordées dans tous les espaces internervuraux de taches de couleur orange et des écailles de la même couleur se trouvent aussi parsemées entre les écailles de couleur claire qui composaient jusqu'alors la bande. L'ocelle a augmenté de dimension et forme une ellipse dont le grand axe est représenté par la bissectrice de l'espace internervural. Une rangée d'écailles oranges moins serrées relie l'œil à la racine de l'aile ; des écailles de même couleur se trouvent aussi dans la cellule discoïdale. La tache ocellée et les taches d'écailles oranges dans les espaces internervuraux sont à peu près de couleur brun pourpre. Si nous comparons la zone orange de *Machaon* avec celle du *Podalirius*, nous trouvons que les deux dessins se ressemblent beaucoup dans la manière de se former, mais

qu'elles diffèrent en couleur. La zone orange du *Machaon* est plus foncée que celle du *Podalirius*. Pendant que ces changements se produisent pour le dessin de couleur orange, la couleur noire commence de même à paraître sur les parties inférieures des bandes I, II, III; les bandes qui se trouvent sur la racine de l'aile sont toujours encore plus foncées dans leurs parties inférieures.

Le dessin dans l'*aile supérieure* (fig. 20 *a*) ne change plus considérablement. Les bandes sont devenues en général plus foncées, I, II, III se sont prolongées jusqu'au bord externe. Un nouveau caractère est exprimé par des écailles noires qui occupent les nervures du bord latéral.

Sur l'aile inférieure (fig. 20 *b*) aussi le dessin noir s'étend aux dépens des éléments oranges. La zone orange est interrompue plusieurs fois par des écailles de couleur noire, et divisée dans un nombre de taches plus ou moins grandes situées dans les espaces internervuraux deux, six et sept. Les bandes sur la moitié basale de l'aile deviennent plus larges. Au bord inférieur des nervures discoïdales nous voyons paraître un reste de la bande VI en forme d'une tache noire longitudinale.

Pour atteindre leur état parfait, les bandes noires sur les deux ailes deviennent plus larges et plus foncées; les écailles noires se répandent aussi sur le bord externe de l'aile où les bandes marginales, la bande VIII et les bandes sur la racine de l'aile se réunissent maintenant. Les bandes V, VI, VIII changent le moins pendant la dernière époque de la métamorphose.

Les changements qui se produisent dans l'*aile inférieure* sont analogues à ceux de l'*aile supérieure*. Les écailles oranges ne sont visibles que dans la tache ocellée; dans les cellules marginales, on ne voit que des écailles noires. Toutes les bandes d'un noir uni touchent à peu près le bord externe de l'aile. La bande VI est presque entièrement cachée par des écailles noires, qui se trouvent maintenant aussi sur les nervures de l'aile inférieure, et elle semble se

prolonger dans une bande étroite qui limite le bord interne de la médiane.

La zone couleur de fond, qui, au commencement, avait séparé les bandes I, II et III, est changée en une rangée de taches étroites en forme de faucille, entrecoupée par les nervures couvertes d'écailles noires.

Nous voyons donc que les éléments noirs qui composent le dessin arrivent aussi chez *Papilio machaon* les dernières, à leurs formes et dimensions normales. Aussitôt que les écailles noires ont atteint le plus haut degré de développement, le dessin de l'aile est fixé, et le Papillon prêt à échapper du fourreau.

L'ontogenèse du dessin du *Papilio machaon* ressemble sous plusieurs rapports à l'ontogenèse de celui du *Papilio podalirius*, mais des différences fondamentales montrent que le *Machaon* est arrivé dans sa phylogenèse à un degré plus élevé que *Podalirius*. Les différences les plus essentielles sont les suivantes :

1. Avant que les éléments noirs sur l'aile du *Papilio machaon* paraissent, nous observons un *dessin primitif* formé par des écailles d'une structure différente et distribuées de sorte que le dessin du *groupe des queues d'hirondelles* est déjà très bien caractérisé. Chez *Podalirius* nous n'observons pas de dessin primitif semblable, les premières traces du dessin dépendent de l'apparition des écailles noires.

2. Le dessin du *Machaon* est, dès le commencement, beaucoup plus prononcé ; il se compose plutôt de taches que de bandes longitudinales.

3. Les bandes dans la cellule discoïdale qui paraissent de très bonne heure chez *Podalirius*, semblent être réduites chez *Machaon* par un process secondaire. Les bandes marginales et les bandes sur la racine de l'aile se trouvent dans les meilleures conditions pour la formation des écailles noires. Sur l'aile inférieure, les bandes sur la racine devancent les bandes marginales qui chez les *Podalirius* paraissent les premières.

4. La réunion de diverses bandes qui se produit chez *Podalirius* à mesure que le dessin se développe, est annoncée, chez *Machaon*, déjà dans le dessin primitif.

Les analogies que nous observons dans l'ontogenèse du dessin des deux Papillons sont les suivantes :

1. Les bordures des bandes et des taches noires du dessin paraissent les premières et arrivent les premières à leur couleur définitive.

2. Les parties internes des bandes devancent dans leur développement les parties externes.

3. La suite des couleurs est : jaune, orange, pourpre, noir.

4. La zone orange qui traverse les ailes inférieures des deux Papillons se compose premièrement de taches isolées, ensuite les taches se fondent dans une zone continue pour être séparées une seconde fois par des taches d'écailles noires à la fin du développement.

5. Dans la dernière époque du développement du dessin, les nervures se couvrent d'écailles noires chez *Machaon* plus tôt et plus distinctement que chez *Podalirius*. Il en est de même pour le développement des écailles noires sur le bord externe de l'aile.

6. La disposition des bandes paraît être en rapport avec le cours des nervures chez *Podalirius*, ainsi que chez *Machaon*.

7. L'aile *inférieure* est différenciée plus tôt que l'aile *supérieure*, ce qui nous paraît le plus évident chez *Machaon*.

Il me semble très remarquable que les bandes V, VI, VIII, qui, chez *Podalirius*, se développent les *premières*, apparaissent chez *Machaon bien plus tard*, et font l'impression de vouloir se réduire. On se demande si le dessin des autres Papillons qui appartiennent aux *queues d'hirondelles*, ont des rapports semblables, ou bien s'il existe un Papillon appartenant au même groupe qui pourrait être regardé comme forme transitoire. Les recherches de *Eimer* nous montrent qu'il y a, en effet, un nombre de Papillons, appartenant au *Papilio turnus*, qui ont les qualités nécessaires

pour joindre les Papillons *queues d'hirondelles* aux *Papillons podalirius*, et qui, par leur dessin, très primitif en général, forment l'*origine de toutes les espèces appartenant aux queues d'hirondelles*. Une de ces formes transitoires est *Papilio pilumnus* Boisd. du Mexique. Comme nous voyons à l'aide des illustrations dans l'ouvrage de *Eimer*, la réduction des bandes V, VI, se produit dans les différents Papillons appartenant au groupe des *Turnus* sans être suivie immédiatement par une réduction générale des bandes ; il en est de même chez *Machaon*. Les autres caractères du dessin transitoire de la chrysalide de *Papilio machaon*, qui correspondent avec les caractères du dessin persistant des *Turnus* et qui rapprochent les *queues d'hirondelles* aux *Podalirius*, sont les suivants :

1° Les bandes II, III et IX, X, XI, sont séparées par un ruban plus ou moins large de couleur de fond. Le ruban entre II, III est le plus large, surtout vers la pointe de l'aile.

2° La zone couleur orange dans l'aile inférieure est à peu près continue, sa couleur est plus claire chez la femelle que chez le mâle. La réduction de cette bande commence dans le groupe du *Machaon*.

3° La plupart des formes sont privées d'écailles noires sur le bord externe et sur les nervures des ailes. Outre la réunion des bandes IX, X, XI, c'est l'apparition d'écailles noires sur les nervures entre les bandes V, VI et II, III, que *Eimer* trouve caractéristiques pour les dessins des *Machaon* en comparaison à celui des *Turnus*. Les particularités indiquées ne se montrent chez *Machaon* que dans la dernière époque du développement.

4° La rangée de taches qui sépare les bandes I et II est bien plus large chez les *Turnus* que chez les *Machaon*. L'analogie de la métamorphose de ce dessin s'étend jusqu'au changement de forme des taches qui composent cette rangée. D'abord elles sont carrées (*Papilio daunus* Boisd. et *figure* 17 *du Machaon*), elles se changent en taches rondes ou elliptiques (*P. turnus* ♂ et *fig.* 18, 19 *P. machaon*), puis

elles deviennent falciformes (l'insecte parfait de *P. machaon* et *P. pilumnus*).

5° Les écailles noires qui bordent la cellule discoïdale dans l'aile inférieure de *Machaon* et qui apparaissent la première fois — dans la phylogenèse du dessin — chez *Machaon sphyrus Hübn.* manquent complètement dans le dessin de *P. turnus* et dans celui de la chrysalide de *P. machaon* pendant les premières phases de son développement.

Nous voyons donc que les dessins primitifs sur l'aile de la chrysalide du *Papilio machaon* ressemblent beaucoup aux dessins que les Papillons *turnus* ont conservés, et qui les rapprochent aux formes avancées du groupe du *P. machaon*.

Ces relations confirment l'observation faite pour la phylogenèse et l'ontogenèse du *podalirius* et nous autorisent à dire : *que la métamorphose du dessin des deux Papillons pendant leur ontogenèse est analogue à celle qui s'accomplit pendant leur phylogenèse.*

Thais polyxena L. (Pl. II, fig. 7-11).

Si nous comparons une aile de la chrysalide de *Thais polyxena* avec une autre de *Papilio podalirius* ou de *Papilio machaon* à la même époque de leur développement, quand les membranes de l'aile commencent à être colorées, nous sommes frappés par la quantité de matière colorante surtout de rouge, qui se trouve dans les membranes de cette première. Sous le microscope, une aile de *Thais polyxena* nous fait alors l'impression d'un réseau à mailles étroites. Les mailles (1) sont représentées par des entassements de la matière colorante, les parties transparentes, les trous du réseau, par les points d'insertion des écailles dans la membrane. Les écailles de *Thais polyxena* ne forment point des rangées régulières comme celles de *P. podalirius* et du

(1) Les mailles représentent les restes du réseau formé par les canaux sanguins qui se détachent distinctement de l'aile de la jeune chrysalide.

P. machaon. Les matières colorantes rouges et jaunes sont distribuées inégalement sur les diverses parties de l'aile. Dans les espaces internervuraux de l'*aile supérieure*, la substance colorante est le plus épaisse au bord des nervures, le moins dans la partie centrale des espaces. Les parties basales de l'aile ont une teinte plus foncée que le bord externe. Dans cette phase du *développement*, *l'aile de la chrysalide a une teinte rose*, qui devient plus foncée quand nous mettons l'aile dans de l'alcool. Aussitôt que les matières colorantes se sont communiquées aux écailles, nous distinguons les premières traces du dessin. Nous observons d'abord des taches de couleur carmin et des rangées d'écailles de couleur orange foncé. Ces dernières se trouvent dans l'*aile supérieure* et *inférieure* aux mêmes places où nous avons vu auparavant les entassements de matière colorée. Les écailles jaunes forment des lignes en zigzag qui commencent aux bouts extrêmes des nervures et rentrent en grande partie dans les espaces internervuraux. Les taches carminées se trouvent dans l'*aile supérieure* au fond du premier espace internervural du bord externe et au fond du troisième et quatrième espace internervural du bord latéral, dans la cellule discoïdale au-dessous de l'enfourchement de la première nervure du bord externe et sur la première ramification des trachées.

Les écailles de couleur orange sont beaucoup plus nombreuses dans l'*aile inférieure* que dans l'*aile supérieure* (fig. 7 *a*, *b*). Elles forment une bande en zigzag sur la partie marginale de l'aile, elles se trouvent au-dessus des trachées dans la cellule discoïdale et dans le dixième espace internervural et limitent les nervures du bord externe.

La couleur des écailles oranges change en partie en carmin.

Dans l'*aile inférieure* (fig. 7 *b*) les écailles rouges forment des taches assez grandes dans les espaces internervuraux 2, 4, 5, 6, 7, 8; deux plus petites taches se trouvent au-dessus et au-dessous du milieu de la médiane. Les grandes taches dans les espaces internervuraux du bord latéral se trouvent sur

les bissectrices des espaces internervuraux. Des écailles rouges bordent aussi la nervure costale d'un côté, et de deux côtés la nervure sous-costale. La disposition des écailles oranges et carmins nous fait l'impression que le cours des trachées n'est pas insignifiant pour la forme du dessin, du moins de ce dessin primitif.

Les écailles qui couvrent le reste de la surface des ailes sont jaune clair. Les matières colorantes rouges et jaunes dans les membranes des ailes sont distribuées, de sorte que le rouge se trouve dans les parties qui plus tard deviennent noires, le jaune dans les parties qui restent de la couleur du fond.

Plus le dessin se développe, plus les écailles oranges augmentent de nombre (fig. 8 *a*, *b*). Elles limitent dans l'*aile inférieure* (fig. 8 *b*) les nervures discocellulaires, une partie de la souscostale et de la médiane et démarquent au fond des espaces internervuraux 3 et 7 et au milieu de 8, une tache circonscrite de la couleur du fond.

Sur l'*aile supérieure*, un pareil accroissement d'écailles oranges n'a pas lieu (fig. 8 *a*), mais nous observons maintenant les commencements d'un dessin, produit par une différenciation de la couleur du fond. Nous observons dans la cellule discoïdale quatre bandes de longueur différente, plus claires que les parties environnantes qui correspondent aux bandes V, VI, VIII, VII et IX de l'insecte parfait. Ces bandes sont de largeur et de longueur inégales, mais elles se prolongent toutes jusqu'au bord externe de l'aile. Les bouts internes des bandes V et VI sont limités par la nervure discoïdale interne, la bande VII par la médiane, VIII et IX par la sous-médiane. A l'aide d'une loupe on distingue aussi vers la pointe de l'aile, trois bandes claires, l'une se trouve au fond de la cellule d'enfourchement, les autres sur la partie marginale de l'aile, elles correspondent aux bandes IV, III, II et I. Le bord de l'aile est pourvu, dans toute son étendue, de longues écailles, qui, au bout des nervures, sont d'une teinte plus claire que dans les espaces internervuraux.

La *figure 9 a,b*, nous montre les ailes dans une phase de développement plus avancée, où les écailles noires apparaissent dans l'*aile supérieure* sur les bandes XI, X et VIII ainsi qu'au bout des nervures, sur la marge de l'aile. Les écailles qui composent les touffes au bout des nervures ne sont qu'à moitié noires.

Dans l'*aile inférieure* (figure 9 *b*), nous observons des écailles noires sur les bandes X et XI qui sont de largeur inégale et occupent la moitié basale de la cellule discoïdale. Sur les parties externes de la cellule, nous trouvons des écailles noires parsemées entre les jaunes. Aussi les bouts des nervures dans l'aile inférieure sont pourvus de petites touffes d'écailles foncées.

A cette époque, le dessin noir fait de grand progrès : il avance de la racine vers le bord de l'aile. Dans la phase suivante, toutes les bandes de l'insecte parfait sont pourvues plus ou moins complètement d'écailles noires. La bande XI de l'*aile supérieure* (fig. 10 *a*) est presque entièrement fondue avec X, il n'y a qu'une seule tache claire au-dessus de la sous-costale, qui montre que les bandes étaient séparées autrefois. Les parties de la bande IX situées dans la cellule discoïdale ont à peu près leur couleur définitive; la tache rouge carmin qui se trouvait sous la sous-costale a beaucoup diminué. De toutes les bandes noires, X et XI seulement se prolongent jusqu'au bord externe. Le bout interne de la bande IX se réunit à la bande VIII qui est la plus large des bandes dans la cellule discoïdale. La réunion des bandes VII, VI, V vers le bord externe de l'aile est peu distincte et les écailles qui se trouvent sur la partie centrale des bandes sont moins serrées que sur les bandes à la racine de l'aile. Un prolongement vers le bord interne n'a lieu que pour la bande VII. Dans l'espace internervural 8, il y a une tache grise qui fait l'impression d'appartenir à la bande VIII, mais nous voyons *dans la figure* 10 *a* que cette tache se réunit à la bande VII. La partie interne de la bande IV se compose d'écailles noires, pendant que sa partie externe est formée

par un complexe rouge, limité par la seconde nervure du bord externe. Le troisième rameau de la médiane limite la bande IV à son bout interne. Les bandes marginales III, II, I s'étendent, formant des lignes en zigzag plus ou moins prononcées, du bord externe au bord interne et ne diffèrent pas essentiellement par rapport à leur couleur. La bande III est la plus courte et la moins foncée, elle est réunie à peu près complètement à la bande II. Cette dernière se compose d'une rangée de taches en forme de faucille. La bande I forme une suite de zigzags dont chacun s'étend d'une nervure à l'autre. Les bandes sont unicolores dans toute leur longueur et ne montrent point de différences entre les bouts externes et internes, comme nous venons de l'observer chez *Papilio podalirius et machaon*. Les écailles noires de la première bande marginale sont en partie superposées aux écailles oranges qui l'occupaient primairement. Les touffes aux bouts des nervures ont atteint leur couleur définitive et sont devenues plus épaisses.

Dans l'*aile inférieure* (figure 10 *b*), les bandes sont fondues plus complètement que dans l'*aile supérieure*. La bande XI est étroite et traverse la racine de l'aile, elle est suivie d'un complexe de plusieurs bandes X-VIII, qui se décompose en trois taches au delà de la sous-costale. Les bandes X et IX occupent toute la cellule discoïdale, la bande VIII la moitié basale. Un ruban étroit de couleur jaune sépare cette réunion de bandes d'un complexe pareil qui se trouve dans les parties externes de la cellule discoïdale et qui se compose des bandes VII et VI. Ces dernières se terminent dans les cellules marginales VIII et IX par une grande tache qui s'étend des deux côtés jusqu'aux nervures. La tache est divisée en deux par une étroite ligne jaune. La bande V est formée d'une rangée de taches de grandeur différente qui se trouvent au fond des espaces internervuraux 3 à 9. Ces taches sont limitées par des écailles de couleur orange. Les bandes IV et III paraissent se fondre à la pointe de l'aile à la bande II. Plus tard la bande est séparée de II

par des écailles rouges et forme une rangée de petites taches. Les bandes marginales II et I sont très prononcées sur la partie interne de l'aile. Vers le bord externe, les bandes I et II sont séparées par des écailles oranges, mais, dans le cinquième espace internervural, elles se réunissent et forment un large zigzag.

Les métamorphoses qui ont encore lieu jusqu'à ce que le Papillon échappe de son fourreau ne changent pas essentiellement l'aspect de l'aile. Les bandes se prolongent jusqu'au bord externe et deviennent, quelques-unes du moins, plus larges. Le bord externe est parsemé de noir, de même que la plupart des nervures, et nous observons alors un dessin se composant de taches carrées. La bande VII dans l'aile supérieure est réunie par des écailles sur le premier rameau de la médiane avec la tache noire dans l'espace internervural 8, qui se fond aussi avec la bande VIII. Les bandes I, II, III, aussi foncées que le reste, se réunissent à la pointe de l'aile presque totalement (fig. 11).

Dans l'*aile inférieure*, nous observons des changements analogues (fig. 11 *b*) consistant dans l'accroissement des éléments noirs.

Les métamorphoses qui se produisent dans le dessin des ailes de *Thais polyxena* peuvent être résumées comme suit :

1. Avant d'observer les bandes noires, nous voyons un dessin primitif qui paraît être en rapport avec le cours des trachées. Il est représenté par des écailles de couleur orange et carmin. Ce dessin primitif est plus prononcé dans l'aile *inférieure* que dans l'aile *supérieure*.

2. Les bandes du dessin de l'insecte parfait se distinguent d'abord par leur couleur plus claire que le reste de la surface de l'aile.

3. Les écailles noires se répandent de la racine vers le bord marginal de l'aile.

4. Comme nous l'avons observé chez les *Papillons podalirius* et *machaon*, les parties centrales des bandes de *Thais*

polyxena se colorent les premières, suivent les bords internes et les parties externes.

5. Les bandes noires, surtout les bandes marginales sont disposées en zigzag.

6. Le nombre des bandes dans l'aile inférieure est plus grand chez *Thais* que chez *Papilio podalirius* ou *machaon*, le dessin y apparaît un peu plus tard, mais se complète plus tôt que dans l'aile supérieure.

7. Les écailles qui occupent les nervures sont plus nombreuses chez *Thais polyxena* que chez les *Papillons podalirius* et *machaon*.

Thais rumina. L. (Pl. I, fig. 4-6).

Le dessin primitif des ailes de ce Papillon est bien différent de celui que nous avons observé sur celles de *Th. polyxena* dans les premières époques de sa métamorphose. Chez *Th. polyxena*, les écailles de couleur carmin et orange qui viennent déjà de bonne heure varier le jaune monotone des ailes apparaissent surtout au bord des nervures. Elles forment des bandes longitudinales disposées en zigzag ou bien des bandes transversales, comme nous l'observons, par exemple, à la surface des ailes inférieures. Nous ne trouvons qu'un très petit nombre d'écailles colorées en forme de taches isolées au mileu des espaces internervuraux.

Dans le dessin primitif de *Th. rumina* au contraire, ce sont ces taches isolées qui jouent le rôle principal et la pigmentation du bord des nervures est réduite à une seule bande en zigzag sur le bord des ailes inférieures. Les taches rouges de *Thais rumina* sont plus grandes et plus nombreuses que chez *Th. polyxena*, mais celles qui font partie du dessin des deux Papillons, sont distribuées de la même manière à la surface des ailes. Elles correspondent (fig. 4) à des parties des bandes noires X, VII, VIII et IV du Papillon. Chez *Thais polyxena* la tache située dans la bande X est limitée d'un côté par la sous-costale, de l'autre, par la trachée qui divise la cellule en deux parties presque égales. Chez

Th. rumina, la même tache se prolonge jusqu'au bord antérieur de la médiane. Des relations semblables peuvent être établies entre les dimensions des taches situées sur les bandes VII, VIII et IV. Les taches rouges qui correspondent à une partie de la bande IV se trouvent sur l'aile de *Th. polyxena* dans l'espace internervural 2 et 4. Chez *Th. rumina*, elles apparaissent dans les espaces 4 et 5. A côté de ces taches couleur carmin qui, dans le dessin primitif de *Th. rumina*, ne se rencontrent pas à la face inférieure des ailes, nous observons sur les deux surfaces de l'aile antérieure, de légères sinuosités offrant un type de dessin semblable à celui qui se présente dans l'ontogenèse du dessin du *P. machaon*. Ce dessin correspond à peu près à celui du Papillon et provient de ce que les parties de l'aile, plus tard noires, sont encore occupées par des écailles transparentes, pendant que les écailles des parties environnantes contiennent déjà à cette époque, leur pigment jaune. Ce sont surtout les bandes marginales I, II et III, qui sont faciles à reconnaître ; la bande IX est cependant un peu moins nette.

Les premières traces du dessin sur l'aile inférieure consistent en taches couleur orange qui se trouvent, tout comme chez *Th. polyxena*, au milieu des espaces internervuraux 4, 6, 7, 8, 9, 10. Les taches qui ne diffèrent que par leur couleur de celles de *Th. polyxena* appartiennent aux deux côtés des ailes. La face inférieure des ailes est encore garnie d'une bande en zigzag formée d'écailles de la même couleur que les taches. Elle correspond à une bande que nous trouvons à la même époque et à la même place chez *Th. polyxena*. Mais ici, les dents qui composent la bande sont plus longues, plus pointues et développées également dans tous les espaces internervuraux. En la comparant avec celle de *Th. polyxena*, la bande en zigzag de *Th. rumina* a tous les caractères d'une bande primitive. Elle est interrompue plusieurs fois dans le huitième et le dixième espace internervural et son zigzag est bien moins caractéristique. Mais

ce qui est encore plus frappant que la différence dans le développement de la bande marginale des deux Papillons, c'est celle que l'on rencontre dans le développement du dessin des nervures. Pendant que les nervures de *Th. polyxena* sont bordées d'écailles carmins et oranges, celles de *Th. rumina* ont gardé la couleur jaune clair du fond des ailes. En résumé, il faudra donc dire que chez *Th. rumina*, il se forme, également dans les ailes inférieures, moins de pigment rouge et orange que chez *Th. polyxena*. Font exception trois taches oblongues au fond de la cellule et dans le dixième espace internervural, qui sont plus grandes chez *Th. rumina* que chez sa voisine *polyxena*.

Sur l'aile inférieure, les bandes noires sont originairement formées de la même manière que sur l'aile supérieure et les contours ainsi marqués se correspondent sur les surfaces de l'aile. Sur les deux côtés, la cellule est encore privée de toute différenciation.

Un autre phénomène qui nous surprend à cette époque, en observant les ailes incluses dans de la gélatine glycérinée, a rapport à la couleur des trachées. Les cellules qui forment l' « *intima* » des trachées sont remplies dans les préparations mentionnées plus haut, d'un pigment rouge écarlate, ce qui permet de suivre beaucoup plus facilement le réseau des trachées. Un pigment semblable est observé dans les cellules génératrices des écailles, surtout à toutes les places où nous voyons croître plus tard les écailles noires et brun foncé. Les figures 5 *a*, *b* représentent un type de dessin plus avancé du même Papillon.

Dans l'aile supérieure, les écailles rouges ont accru leur nombre; les taches sont plus grandes et plus nombreuses. Une tache qui manque dans le dessin de *Th. polyxena* apparaît au milieu de la bande VI. Les écailles qui forment la couleur du fond ont atteint leur pigmentation définitive, ce qui contribue à rendre encore le type de dessin signalé déjà à l'époque précédente, plus évident. La couleur des écailles est aussi foncée que celle des écailles qui bordent

les nervures chez *Th. polyxena*. Nous comptons maintenant huit bandes longitudinales formées par des écailles de la même couleur que le fond. Elles sont en partie réduites à des rangées de taches qui s'étendent du bord antérieur au bord postérieur de l'aile. Les bandes III, IV, V, VI, se fondent à peu près au milieu de l'aile.

Dans l'aile antérieure, la couleur du fond est plus claire. Les écailles sont disposées en six bandes. I manque dans l'aile supérieure et III et IV se sont fondues entièrement ; une jonction partielle a eu lieu entre VII et VIII. On observe aussi un aggrandissement des taches orangées et la bande en zigzag qui, dans l'état précédent, était interrompue en plusieurs endroits, se poursuit maintenant dans toutes les cellules du bord latéral. Les écailles qui la composent ont gardé leur couleur orange.

Les figures 6 *a*,*b*, nous montrent que les écailles qui se trouvent sur les bandes noires du Papillon commencent à se colorer dans la cellule, phénomène déjà observé dans le développement du dessin de *Thais polyxena*. De là, la coloration marche vers le bord latéral et le bord postérieur, et finalement la métamorphose atteint la marge antérieure. Il est à remarquer que les écailles allongées qui se trouvent au bord latéral de l'aile, apparaissent déjà de très bonne heure avec leur coloris définitif. A cette époque de développement relativement avancé, la surface de l'aile *supérieure* du Papillon est garnie de onze bandes noires longitudinales. I longe le bord latéral et forme un zigzag assez régulier, mais à angles moins aigus que nous l'avions observé chez *Thais polyxena*. Elle est reliée par une ligne noire aux bandes II et III fondues dans leur partie postérieure. Sur la côte, les bandes II et III sont encore séparées l'une de l'autre, elles s'unissent dans l'espace internervural III et s'étendent de là jusqu'à la marge postérieure de l'aile. Elle entoure les taches rouge carmin situées dans les deux cellules du bord antérieur et dans le quatrième et cinquième espace internervural formant des losanges, comme nous l'avons observé pour

la bande précédente. Ce double zigzag nous donne à réfléchir et nous nous demandons si la bande IV ne se compose pas aussi de deux fragments différents, ainsi que la bande II et III, supposition d'autant plus vraisemblable que la bande est bifurquée à son origine. Nous observons une disposition toute semblable chez *P. podalirius*. Sur l'aile de *Thais polyxena*, la bande IV se termine dans le cinquième espace internervural. V et VI séparées par les nervures discocellulaires commencent au bord antérieur et se prolongent jusqu'à la nervure médiane qui termine d'ailleurs aussi les bandes VII, VIII et IX. VII et VIII et les deux fragments de X ne se sont pas encore fondues entièrement.

Chez *Thais polyxena*, les mêmes bandes se présentent dès leur apparition comme des bandes non divisées.

La portion proximale des bandes X et XI se continue par une raie formée d'écailles grises et se prolonge jusqu'à la marge interne. Sur la côte, les bandes noires n'ont pas encore obtenu leur coloration définitive, car ce ne sont encore que les parties basales des écailles qui nous apparaissent pigmentées de noir. Les bandes sur la marge latérale sont un peu plus foncées.

Sur la face inférieure des ailes, nous n'apercevons des écailles noires que dans la cellule, il n'y en a point sur la côte et très peu dans la région des bandes latérales. X est indiquée par deux raies noires et VII, VIII forment un cercle entourant une tache rouge. A la même époque, nous voyons apparaître sur la face inférieure de l'aile inférieure, dans les espaces internervuraux 3 à 7, un zigzag rouge carmin. C'est un dessin semblable à celui que nous observons bien plus tôt sur l'aile de *Th. polyxena*, mais chez elle ce zigzag était formé par des écailles orangées de même couleur que la bordure des nervures. Une autre tache rouge a nouvellement apparu chez *Th. rumina* au fond du sixième espace internervural dans la bande IV.

Dans l'aile inférieure de *Th. rumina* les bandes noires sont également plus distinctement séparées que chez *Th. po-*

lyxena, nous en comptons ici neuf, pendant que *Th. polyxena* n'en avait que sept. Les bandes I, II, III sont disposées en zigzag au bord latéral de l'aile. II est la plus large et séparée de la première par une bande d'écailles orangées, de l'autre, la troisième, par une bande rouge carmin. IV, pas présente chez *Th. polyxena*, est marquée chez *Th. rumina* par une raie d'écailles noires dans les quatrième et cinquième espaces internervuraux. V s'étend du bord antérieur au bord interne de l'aile. Elle est divisée dans l'espace 3 et 6 par une tache rouge et s'élargit beaucoup vers sa fin, mais pas autant que la même bande chez *Th. polyxena*. Dans la cellule, nous trouvons deux grandes taches noires formées par les bandes VI et VII; trois taches foncées dans les troisième et cinquième espaces internervuraux, tiennent la place de la sixième bande. IX se compose de deux parties séparées par un groupe d'écailles rouges; elle s'étend de la côte au bord interne et se fond avec X en s'élargissant considérablement dans la partie postérieure de la cellule. XI se trouve en dehors de la cellule sur la base de l'aile. Les écailles qui forment le dessin rouge, ne sont plus rouge orangé, à ce moment; leur *couleur est passée au carmin* et leur nombre a augmenté, ce qui se voit surtout au bord de l'aile où les taches sont arrangées en bandes coupées par les nervures. Le dessin noir à l'envers des ailes inférieures est moins développé que sur l'autre surface, comme nous l'avons aussi observé dans l'aile supérieure. Des écailles noires se trouvent à cette époque, en outre, à l'extrémité de chaque nervure au bord marginal, pendant que les autres écailles qui se trouvent entre les nervures ont encore le même coloris que le fond de l'aile. Plus les ailes de la chrysalide de *Th. rumina* approchent de leur état définitif, plus leur dessin devient semblable à celui de *Thais polyxena*. Le nombre des écailles noires devenant plus grand, les bandes s'étendent en largeur et ne tardent pas à se fusionner complètement; ce qui se produit également, mais plus tôt chez *Thais polyxena*. Les bandes I et II, III ont changé leur apparence et IV est

reliée à V, VI, VII, VIII et à une partie de IX, tout comme chez *Th. polyxena.* Cette métamorphose qui fait prendre à la bande IV un cours analogue à celui qu'elle a chez *Th. polyxena* nous montre combien le dessin a des rapports avec la forme de l'aile pendant le cours de son développement. IX aussi est réunie avec la continuation de X et XI se prolonge jusqu'au bord interne, ce qui est différent de ce que nous observons chez *Th. polyxena* où la même bande se fond avec les voisines. A la face inférieure de l'aile, les bandes qui sont réunies à sa surface sont encore distinctes l'une de l'autre. Le dessin à la surface de l'aile inférieure est resté à peu près le même que dans le stade précédent. Sous un certain rapport, il se rapproche du dessin de *Th. polyxena* : les nervures, qui, à l'époque précédente, étaient privées d'écailles, sont maintenant ornées d'écailles noires. Les bandes sont, quoique ayant atteint leur couleur définitive, toujours encore séparées verticalement.

Nous observons des relations semblables à l'envers des ailes inférieures. Là, cependant, les écailles du fond ne sont pas jaunes comme à la surface, elles nous paraissent nacrées et des écailles de même couleur se trouvent entremêlées aux écailles noires des bandes.

En résumant les résultats essentiels fournis par l'étude de l'ontogenèse de *Th. rumina,* nous pouvons dire que la première disposition des éléments du dessin est déjà bien différente de celle trouvée chez *Th. polyxena.* Nous cherchons en vain les écailles jaune orangé bordant les nervures de *Th. polyxena,* et il semble que ce défaut est compensé par l'accroissement des taches formées d'écailles rouge carmin. Chez *Th. polyxena,* les bandes noires sont indiquées de très bonne heure par des écailles de même couleur qui marquent leurs contours; au contraire, chez *Th. rumina* le schéma du dessin se détachera en clair sur le fond dont la couleur s'est assombrie. Les bandes noires de *Th. rumina* sont plus longues et moins en zigzag que celles de *Th. polyxena* et nous font par cela même l'impression d'être plus primitives. Elles ne

se fondent pas si facilement et conservent mieux les caractères propres à celles de *P. podalirius*.

Th. polyxena n'a que huit bandes distinctes l'une de l'autre. *Th. rumina* en a dix, et l'une d'elles se compose, comme il est évident, de deux bandes primaires. Ce que je viens de dire pour l'aile supérieure se voit encore plus clairement dans l'évolution de l'aile inférieure. Même à l'époque avancée représentée en figure 6, le dessin de *Th. rumina* est encore bien différent de celui de *Thais polyxena*. Plus tard cependant il s'en rapproche grâce à une augmentation du nombre des écailles orangées du bord marginal de l'aile. Dans les époques suivantes de son développement *Th. rumina* subit des changements qui la rendent de plus en plus semblable à sa voisine *Th. polyxena*, et nous trouvons des variétés de dessin chez les deux formes qui mettent en évidence que les relations frappantes établies par l'ontogenèse entre ces deux formes ont une signification de la plus grande valeur au point de vue phylogénétique.

Thecla quercus. L. (Pl. V, fig. 21-23).

Les ailes de la chrysalide de *Th. quercus* sont primitivement de couleur jaune clair. A cette époque, la plupart des écailles sont transparentes à l'exception de celles qui se trouvent au bord des ailes et qui contiennent un pigment granuleux jaune verdâtre. Plus tard (fig 21), le coloris des ailes passe au brun jaunâtre et ce changement se produit en première ligne sur le bord antérieur. Nous observons à la même époque à la surface inférieure des deux ailes une bande étroite de couleur noire ou gris foncé : la bande I du bord marginal. A côté de cette bande nous trouvons sur toute la partie marginale des ailes un grand nombre de petites taches grises. L'aile inférieure est caractérisée de plus par une tache anale de couleur jaune qui forme l'extrémité d'une courte bande de même couleur traversant la surface inférieure de l'aile du bord antérieur au bord abdominal.

Les écailles grises augmentent vite de nombre et, comme nous le voyons en figure 22, ce sont les parties apicales et marginales des ailes qui se transforment les premières. A la surface supérieure, les écailles foncées apparaissent beaucoup plus tard. Chez le mâle de *Thecla quercus*, nous observons alors sur les deux côtés de l'aile antérieure trois bandes foncées. La plus extérieure répond à la première bande de *P. podalirius*; viennent ensuite les bandes II et III. A mesure que les écailles brun noir se répandent sur la surface de l'aile, le dessin commence à s'effacer et, chez l'insecte parfait, nous ne voyons que la première bande qui reste distincte. A la surface inférieure au contraire, les écailles moins foncées prévalent aussi chez le papillon, et c'est pour cela que les bandes sont ici toujours faciles à reconnaître.

Il est intéressant de suivre l'évolution du dessin jaune à la surface inférieure des ailes inférieures de *Th. quercus*: c'est une évolution à peu près analogue à celle qui se produit dans un dessin semblable que nous trouvons à la même place chez *P. podalirius*. La tache anale, d'abord formée par une réunion d'écailles jaunes, est entourée d'écailles noir brunâtre appartenant aux bandes I et II. Le rapport de la tache avec une bande jaune qui se continuait à une époque plus jeune de la chrysalide jusqu'au bord antérieur de l'aile, a disparu, et une bande noirâtre bordée en dedans d'une bandelette claire s'est formée à sa place. Elle est en rapport avec la bande noire qni borde la tache anale dans sa partie basale et doit être identifiée avec la bande V de l'aile inférieure de *P. podalirius*. Chez ce papillon V est en relation avec la bande de parade et avec la tache anale. Les modifications de la bande de parade et de la tache anale que nous observons chez *P. podalirius* dans les deux sexes ne se produisent sur l'aile de *Thecla quercus* que dans le dessin du mâle. Chez la femelle, nous ne remarquons pas de réduction de la partie jaune de la bande ; elle forme ici la bordure basale de V à la place de la bandelette blanchâtre que nous

observons chez le mâle. Le dessin des ailes de la femelle de *Th. quercus* diffère aussi sous d'autres rapports de celui du mâle. Nous n'apercevons chez elle qu'une faible trace de la bande I sur le bord marginal de l'aile, les autres bandes ne semblent pas se former du tout. Les écailles foncées partant du bord marginal se répandent uniformément sur toute la surface et gagnent progressivement la base des ailes. Sur le bord interne et dans la cellule, les écailles conservent aussi chez l'insecte parfait un coloris plus clair, plus jaunâtre que brun, et ce sont ces parties qui ont des reflets irisés. Les écailles du papillon mâle ont perdu cette qualité qu'elles avaient dans la chrysalide pendant leur développement. J'ai observé des ailes de la chrysalide encore jaunes qui, quoique incluses dans du baume de Canada, offraient cette particularité d'une manière superbe, quand on les orientait sous le microscope de telle façon que la lumière tombât sur la base des ailes. A mesure que leur couleur s'assombrissait, la couleur chatoyante devenait plus foncée et, à la fin du développement, elle était d'un violet à peine encore perceptible.

Chez l'insecte parfait mâle l'irisation est supprimée par la coloration foncée des écailles ; chez la femelle, le phénomène est encore visible sur les parties de l'aile nommées plus haut. Les écailles à la surface inférieure des ailes perdent l'irisation dès le début du développement.

Venessa levana L. (Pl. V., fig. 24-25 et VI, fig. 26-27).

Les chrysalides de *Venessa levana* dont je me servis pour cette expérience restèrent plusieurs semaines dans un corridor froid ; elles passèrent le dernier temps de leur repos sur un poêle à parraffine chauffé à une température d'environ 30°C. Les chrysalides produisirent des papillons qui, d'après leur dessin, étaient un mélange de *V. levana*, *prorsa* et *porima*.

Tant qu'il n'y a pas encore d'écailles sur l'aile de la

chrysalide de *Vanessa levana*, cette aile ressemble à une pellicule transparente et fine qui est traversée par de nombreuses fibres blanches, les trachées et leurs ramifications. A cette époque, des couleurs rouges et jaunes sont déjà, comme chez le *P. podalirius* et chez *Thais polyxena*, déposées dans les membranes qui composent l'aile. A plusieurs places on trouve des corps jaunes ressemblant à des gouttes de graisse. Les couleurs se délayent dans l'eau. Comme il est très difficile de faire une préparation intacte de l'aile à cette époque, je ne pus pas constater avec sûreté si les pigments sont déjà alors distribués régulièrement en ce qui concerne leur masse et leur couleur sur la surface de l'aile. Il me parut que le pigment rouge se trouve de préférence à la racine et au bord antérieur de l'aile, tandis que le jaune se répand sur sa surface. L'époque de développement suivante de l'aile alors pourvu d'écailles nous laisse plus facilement reconnaître la distribution du rouge et du jaune. L'aile alors prise à la chrysalide nous paraît blanche et chatoyante. Dans l'alcool absolu elle devient bientôt rougeâtre et garde cette couleur dans la térébenthine vénitienne. Les écailles sont encore complètement incolores et transparentes, de sorte que la couleur de l'aile est occasionnée par les pigments rouges et jaunes qui entourent la base des écailles. Sur certaine partie de l'aile, on voit autour des écailles plus de rouge, sur d'autres plus de jaune, sur d'autres encore les deux couleurs entremêlées. Le pigment rouge se trouve surtout à la racine de l'aile dans la cellule discoïdale sous la nervure sous-costale, dans la dernière moitié du bord exté rieur, sur les embranchements des nervures de l'aile et à leur fin, sur la marge latérale de l'aile, en général, aux places où se forment plus tard les taches et les bandes noires. Au milieu des six cellules marginales nous voyons des taches claires qui, dans la seconde, troisième et quatrième cellule sont entourées de pigment rouge. Deux autres taches claires se trouvent dans la troisième cellule du bord externe et dans la cellule d'enfourchement ; ces deux

taches ainsi que celle de la première cellule marginale correspondent aux points clairs dans le ruban qui sépare plus tard les bandes II et III. Les autres parties claires dans les cellules marginales restent en partie comme taches blanches dans la bande III, ou bien elles sont couvertes d'écailles noires. Elles représentent la même rangée de taches que *van Bemmelen* a déjà vues chez *V. urticæ.* Dans l'aile inférieure, qui contient moins de matière colorante, le pigment rouge se répand aussi sur la racine de l'aile, sur la cellule discoïdale et sur le bord de l'aile. Avec le développement progressif de l'aile la matière colorante augmente. La membrane de l'aile et les écailles deviennent de couleur chitineuse jaune clair, tandis que les écailles qui se trouvent sur les parties plus tard noires, paraissent grises. Dans un état de développement plus avancé, la base et les parties inférieures des écailles sont remplies d'une coagulation jaunâtre plus ou moins granulée qui me semble interposée aux membres de l'aile, car plus les écailles se remplissent de granulations, plus le pigment disparaît à leur base. A l'exception de la racine et du bord extérieur, le dessin est déjà fixé clairement sur toute la surface de l'aile, mais il ne ressemble pas encore à celui du papillon.

On voit sur l'aile supérieure en figures 24 *a*, neuf rubans longitudinaux plus ou moins entiers de couleur rouge orange. Les trois premiers rubans se trouvent au sommet de l'aile et se réunissent vers le bord antérieur dans une seule zone ; le quatrième et le cinquième se trouvent à droite et à gauche de la nervure discoïdale et se réunissent au-dessous de celle-ci ; les quatre derniers se trouvent dans la cellule discoïdale ; le sixième et le huitième se prolongent jusqu'au bord interne, toutefois sans s'y réunir. Nous trouvons dans la cinquième cellule marginale sur le ruban provenant de la réunion des trois premiers rubans un point clair distinctement déterminé qui, d'après la place qu'il occupe, est identique avec la tache trouvée dans un état de développement moins avancé. On reconnaît aussi

clairement les autres taches blanches dans les cellules du bord marginal et extérieur qui sont identiques avec ceux de la deuxième, troisième et quatrième cellule marginale. Au bord extérieur de l'aile les rubans IV, V et VII sont prolongés par deux taches carrées particulièrement claires. Les autres parties de l'aile sont couvertes d'écailles grises que l'on retrouve dans les rubans jaunes de la cellule intermédiaire ou discoïdale.

Sur l'aile inférieure (figure 24 *b*), on voit sept rubans rougeâtres. 1 et 2 forment la continuation des rubans réunis 1, 2 et 3 sur la base de l'aile supérieure ; au commencement ils se réunissent en un ruban et se séparent plus tard pour former une tache blanche dans chaque cellule marginale. Au-dessus et au-dessous des nervures de l'aile les rubans sont toujours réunis. Le ruban III de l'aile inférieure correspondant au ruban IV de l'aile supérieure se réunit d'abord à I et II, puis s'en sépare, change de direction et se réunit à IV. Les rubans VI et VII dans la cellule discoïdale de l'aile supérieure se réunissent dans l'aile inférieure en formant le ruban 5 ; celui-ci se continue jusqu'au bord interne de cette aile et se réunit là avec les rubans 6, 7, 8, et 9 de l'aile supérieure. Aux places où il n'y a pas de rubans jaunes ou plutôt rougeâtres, nous trouvons aussi sur l'aile inférieure des écailles grises.

Les rubans rougeâtres des deux ailes ne correspondent qu'en partie aux bandes noires du dessin du papillon qui paraissent plus tard.

Les premières traces des bandes noires du dessin définitif sont données par des taches grises sur les deux ailes. Ces taches occupent d'abord des parties de la cellule discoïdale, la sixième cellule marginale et le fond des autres cellules marginales. Sur le bord extérieur de l'aile, nous trouvons, à la place des bandes II et III qui apparaissent plus tard, un petit nombre d'écailles grises, qui, en augmentant, couvrent les écailles rougeâtres de plus en plus, de sorte que les rubans rougeâtres sont interrompus à plusieurs

places, tandis que les bandes sombres deviennent continues.

Dans la figure 25 a, *on reconnaît déjà sur l'aile supérieure onze bandes noires*.. Les bandes ne se continuent pas sur toute la surface de l'aile; elles sont interrompues principalement vers la racine de l'aile par les nervures qui la traversent. Les bandes XI-IV sont les plus foncées; six d'entre elles se trouvent dans la cellule discoïdale, deux en dehors d'elle. La bande XI occupe l'angle formé par la sous-costale et la médiane, elle se prolonge en arrière dans la sixième et la septième cellule marginale et vers le bord antérieur par une plus petite tache qui se trouve entre la costale et la sous-costale et par une plus grande entre la costale et le bord extérieur. La bande X est représentée par une tache presque ronde dans la cellule discoïdale et elle est limitée des deux côtés par d'étroites bandes jaunes, en avant par les bandes XI et IX, qui se fondent avec elle et en arrière par la médiane. Dans les cellules marginales, elle se fond avec la continuation de IX, et la tache foncée située entre le bord extérieur et la costale paraît ne pas appartenir à la bande XI mais à la bande X. La bande IX qui se rétrécit fortement au milieu de la cellule discoïdale se prolonge dans les cellules marginales 6 et 7 et se fond dans la cellule marginale 7 avec XI et X. La bande VIII qui commence sous l'embranchement de la première nervure sous-costale est cunéiforme et sa pointe se dirige vers la médiane; elle est encore peu foncée; en se prolongeant, elle se réunit à la bande IX dans les cellules marginales. Entre le bord antérieur et la costale, la costale et la sous-costale des lignes sombres indiquent la fusion des bandes VIII et IX au bord externe. La partie de la bande VII qui se trouve dans la cellule discoïdale est aussi cunéiforme, mais sa pointe est dirigée en avant; elle a peu d'écailles noires, mais elle devient plus foncée en se prolongeant vers le bord interne de l'aile. Cette partie de la bande est divisée en deux par la première branche de la médiane. La bande VI limite les nervures discocellulaires à l'intérieur de la cellule, la bande V limite

les nervures discocellulaires à l'extérieur. Les deux bandes V et VI se continuent vers le bord extérieur et interne. La bande IV est limitée au bord extérieur par la sous-costale, elle se prolonge en arrière jusqu'à la sixième cellule latérale. Les taches dont se compose la bande sont plus ou moins déterminées, souvent pas entièrement pourvues d'écailles et n'atteignent pas les nervures. La tache qui se trouve dans la sixième cellule marginale se rapproche au bord marginal, de sorte que l'on pourrait croire qu'elle appartient aussi à la bande III.

Les bandes parallèles III et II, se composent de deux rangées de taches qui se fondent plus ou moins complètement. Les centres clairs qui se trouvent au point de fusion de ces taches correspondent aux taches marginales blanches que l'on trouve dans les cellules marginales 2, 3 et 5. Les bandes III et II se continuent dans la cellule marginale 5 par des rangées d'écailles rougeâtres et peu d'écailles grises qui entourent les centres clairs. Les bandes III, II, I se fusionnent sur la pointe de l'aile , puis elles se séparent et entourent les centres blancs situés dans la troisième cellule du bord extérieur, dans la cellule d'enfourchement et dans la première cellule marginale. Ces taches forment avec celles des bandes III et II la rangée de taches marginales primitives que *van Bemmelen* a observées le premier. La partie intérieure de la bande I forme d'abord dans les cellules marginales des taches en forme de faucille qui s'arrondissent plus tard, elle atteint la sixième cellule marginale. Une de ces taches dans la quatrième cellule marginale est beaucoup plus grande que les autres. La partie antérieure de ces bandes est formée par une ligne gris clair qui longe le bord marginal de l'aile et se fond dans la sixième cellule marginale avec la partie intérieure de la première bande. Dans la troisième cellule du bord extérieur, la bande est indivisée. La couleur des deux premières bandes n'est pas très foncée.

Sur l'aile inférieure (fig. 25 *b*), *le nombre des bandes noires est plus petit : nous n'en trouvons que dix.* De la bande I,

nous ne voyons que la partie postérieure et les bandes IX et VIII se réunissent en une seule. Cinq sont situées dans la cellule discoïdale, cinq sur la moitié latérale de l'aile, comme dans l'aile supérieure. La bande VI se trouve dans l'angle formé par la sous-costale et la médiane. Elle se joint au prolongement de la bande X, située entre la costale et la sous-costale. Les bandes VIII et IX ont un cours commun et se prolongent en avant jusque dans l'espace formé par la costale et la sous-costale, en arrière dans la huitième cellule marginale. Tandis que dans l'aile supérieure la bande VIII qui correspond à cette bande est séparée de la bande VII par un ruban rougeâtre assez large, la strie séparant les deux bandes dans l'aile inférieure est si étroite que les bandes se fondent nécessairement en s'élargissant tant soit peu. La cause de cette variabilité de dessin *est la différence de forme de la cellule discoïdale dans l'aile supérieure et l'aile inférieure*. Tandis que dans l'aile supérieure les nervures discocellulaires sont presque perpendiculaires sur la nervure médiane, elles forment avec celle-ci dans l'aile postérieure un angle très étroit, de sorte que la surface de la cellule discoïdale devient plus petite. Des écailles grisâtres sur la limite intérieure des nervures discocellulaires indiquent la bande VI. Les écailles sur la bande V sont encore moins foncées; elles se trouvent sur la limite extérieure des nervures discocellulaires et se composent alors de petits tas d'écailles foncées au fond des espaces internervuraux. La bande IV a le même cours que la bande correspondante de l'aile supérieure, et elle se compose de sept points gris. Dans la cellule marginale 6 le point indiquant la bande manque entièrement, dans la septième cellule il est faiblement tracé. Le point foncé dans la cellule marginale 8 est plus grand que les précédents, comme nous l'avons aussi observé dans l'aile supérieure et il est situé près de la bande III. Les bandes III et II, se décomposent aussi dans les ailes inférieures en deux rangées de taches distinctes. Les centres qui se trouvent entre chaque paire de ces taches

très rapprochées ne sont pas plus clairs, mais plus foncés que la couleur du fond de l'aile. Sur la sixième cellule marginale, nous n'observons point de taches foncées. Dans les cellules marginales 7 et 8, les paires de taches se fondent. La bande I de l'aile inférieure correspond, en disposition et forme, à la partie intérieure de la bande I de l'aile supérieure, sa couleur est encore peu foncée ; les taches de cette bande qui se trouvent dans les septième et huitième cellules marginales sont falciformes, et les plus distinctes.

Si nous comparons à ce degré de développement de *Vanessa levana* le dessin de l'aile supérieure avec celui de l'aile inférieure, la conformité des bandes sur les deux ailes en ce qui concerne leur disposition, leur cours et leur origine nous mènent à conclure : *qu'à une époque plus reculée, l'aile supérieure et l'aile inférieure des Vanesses étaient ornées du même dessin* ; puis, comme nous avons vu que les petits changements dans le dessin de l'aile inférieure peuvent être expliqués par les différences de configuration de l'aile, il sera juste de supposer *que la forme des deux ailes était égale chez les ancêtres des Vanesses* et que dans le cours des temps, elle a été soumise à des changements dont une partie, du moins, est récapitulée dans l'ontogenèse. La fusion des bandes dans l'aile postérieure peut aussi être expliquée par la différence de configuration de cette aile et par le déplacement du dessin qui en est la suite. Le dessin de l'aile inférieure fait l'effet d'avoir précédé de beaucoup celui de l'aile supérieure.

Les figures 26 a, b, *nous montrent un degré de développement plus élevé de* Vanessa levana. Les bandes noires atteignent maintenant le bord antérieur et y forment, en se fondant, une bordure noire. Dans la cellule discoïdale, les bandes sont encore séparées distinctement. Les écailles foncées se sont répandues sur les nervures. La bande XI s'est élargie vers la racine et dépasse la cellule discoïdale; elle s'est fondue aux bandes X et IX, de sorte que toute la racine de l'aile et environ un tiers du bord extérieur sont

noirs. La forme des bandes X et IX est peu changée. Les bandes se sont un peu élargies et les rubans rougeâtres qui les séparent ne se conservent qu'en lignes. La bande VIII est devenu carrée, car sur sa partie inférieure, les écailles foncées sont plus nombreuses. Le centre de la bande VII est devenu noir, tandis que ses bords sont rougeâtres. La bande VI s'est étendue aux dépens du ruban clair qui la sépare de VII et s'est réunie aux bandes V et IV ; les bandes III et II se sont aussi élargies et fondues avec la partie de la bande IV qui se dirige vers elles, de sorte que les deux bandes se réunissent à l'endroit où cet embranchement coupe la bande IV (troisième cellule du bord extérieur). Les paires de taches composant les bandes III et II se sont fondues, de sorte que, sur la pointe de l'aile, ces bandes forment un ruban continu. Des points clairs sont très distincts dans la troisième et la cinquième cellule marginale ; par contre, la grande tache, dans la quatrième cellule marginale, est devenue beaucoup plus petite. La bande I s'est fondue sur la côte avec la bande II et se prolonge presque sans interruption jusqu'à la seconde cellule marginale ; là, elle se décompose en taches rondes ou en forme de lunules. Sur la pointe de l'aile, les deux parties composant la bande se fondent aussi ; plus tard elles se séparent de nouveau, la partie extérieure de la première bande s'est élargie à son bout antérieur et forme dans les cellules environnantes des taches falciformes dont l'ouverture est dirigée vers la racine de l'aile. A partir de la troisième cellule latérale, nous trouvons, à la place des taches falciformes, des lignes longitudinales. Au bout des nervures, sur la marge de l'aile, on trouve des touffes de longues écailles noires, contrastant avec le bord effrangé clair de l'aile.

Dans l'aile inférieure, nous trouvons des différences de dessin analogues à celles de l'aile supérieure (fig. 26 *b*). Les écailles noires sont plus nombreuses, elles se sont surtout répandues sur la racine de l'aile, la cellule discoïdale, la pointe et la marge de l'aile.

Les cellules marginales médianes et inférieures sont les plus claires.

Les parties des bandes dans la cellule discoïdale sont presque complètement fondues, ainsi que dans les cellules marginales 8, 9 et 10, de sorte que nous observons des lignes transversales continues, qui ne s'étendent pas jusqu'à la bande IV. La bande V s'est élargie, la bande IV s'est réunie au bord externe de l'aile avec la bande III; dans la quatrième cellule marginale, deux bandes les séparent de nouveau et se continuent en deux rangées de taches jusqu'au bord interne : ici la bande IV se fond avec la bande V, tandis que les bandes III et II se fondent avec la bande I; les parties de la première bande se réunissent sur le bord externe ; la partie postérieure de la bandelette se prolonge en ligne étroite vers le bord interne de l'aile. Les écailles qui se trouvent au bout des nervures et qui appartiennent à la bande I de l'aile inférieure, y forment de longues franges foncées comme nous le voyons sur l'aile supérieure.

Le dessin de la chrysalide de *Vanessa levana* que je viens de décrire, provenant d'individus élevés dans une température plus haute, nous montre *un degré de développement qui rappelle sous beaucoup de rapports le dessin de* Vanessa levana, *var.* obscurior. Le dessin de l'aile de la chrysalide est en partie plus primitif que celui de la *Vanessa levana* normale. Les rubans qui séparent les bandes à la racine de l'aile de *Vanessa levana* sont plus étroits, les bandes, par conséquent plus larges que dans l'objet présent. La réunion des bandelettes composant la première bande sur le bord marginal de l'aile est déjà parfaite chez *levana*, ainsi que la couleur foncée des écailles sur les nervures. D'autre part, les bandes V et VI sur l'aile de la chrysalide sont fondues plus complètement que sur l'aile de *Vanessa levana* normale; le dessin de l'aile inférieure paraît plus avancé sur l'aile de la chrysalide que sur celle de *Vanessa levana*, var. *obscurior*. La réunion des bandes partielles de la bande I répond plutôt au dessin de *Vanessa levana*,

var. *porima*, seulement chez *porima*, la réunion des bandes II et III avec IV et V, au bord extérieur de l'aile a déjà lieu, ainsi que celle des bandes II et III. Quant au dessin de l'aile inférieure, il est moins élevé chez *Vanessa levana*, car il n'est pas beaucoup plus développé que sur l'aile de la chrysalide de l'objet précédent. Les écailles noires sont plus compactes, et par là le dessin devient plus distinct que sur l'aile de la chrysalide, mais le mode de dessin n'est pas changé ; nous trouvons chez *levana*, dans la cellule discoïdale de l'aile inférieure les fragments de bandes distinctement séparés. La partie interne de la bande I n'est qu'indiquée, la partie extérieure est très étroite et séparée de la partie interne par des réunions d'écailles en forme de faucille qui paraissent bleues. Les taches des bandes III et IV sont encore assez éloignées l'une de l'autre et les nervures sont peu colorées.

Dans la figure 27 a, b, *nous trouvons le dessin de l'aile d'une chrysalide de* levana *peu de temps avant son éclosion, le dessin est plus avancé sur les deux ailes que dans l'état précédent, et ressemble beaucoup au dessin de* Vanessa levana, *var.* porima. Les bandes dans la cellule discoïdale sont presque complètement fondues, la ligne noire longeant le bord extérieur est devenue plus large, et la bande VII qui, jusqu'ici n'était pas aussi développée, se prolonge maintenant de la sous-costale à la médiane. Les bandes III, II et I se sont tellement élargies, qu'elles paraissent vouloir se fondre; les centres clairs dans la cellule du bord extérieur, dans la cellule d'enfourchement et dans la première et la seconde cellule marginale, correspondent aux points marginaux primitifs.

Les taches claires dans les cellules latérales III et V sont devenues plus petites.

La tache dans la cellule marginale IV a complètement disparu. Les parties de la bande I se sont réunies non seulement sur la pointe de l'aile, mais aussi dans la quatrième cellule marginale.

Les écailles sur les nervures deviennent plus nombreuses et les bandes se fusionnent de plus en plus. La bande I, qui jusqu'à présent ne se composait de taches falciformes que sur la pointe de l'aile, en forme maintenant aussi sur le bord marginal. Les touffes d'écailles foncées à l'extrémité des nervures sur le bord marginal, sont devenues plus longues et plus épaisses. — *Dans l'aile inférieure* (fig. 27 *b*), *le dessin s'est différencié de la même manière;* les écailles noires augmentent, les rougeâtres disparaissent. Dans la cellule discoïdale, les bords des bandes sont indiquées par des rangées d'écailles rougeâtres peu nombreuses; sur le reste de la surface de l'aile les bandes sont plus distinctes au bord interne qu'au bord externe de l'aile. Les cellules marginales 5 et 6, sont les moins foncées.

J'ai déjà dit que ce degré de développement du dessin de la chrysalide de *Vanessa levana* ressemble beaucoup au dessin de *Vanessa levana*, var. *porima*. Les changements dans le dessin des ailes supérieures ne dépassent pas les différences produites par la variation individuelle. Chez *Vanessa porima* aussi, les bandes tendent à se fondre, surtout sur la racine de l'aile; et même la bande VIII dans la cellule discoïdale de l'aile supérieure, qui n'est souvent qu'à peine indiquée chez *Vanessa levana*, nous paraît excessivement prononcée. Sur l'aile inférieure, les bandes noires se fusionnent comme chez la chrysalide. Sous un rapport seulement les exemplaires foncés de *Vanessa levana*, var. *porima*, qui représentent une forme transitoire var. *prorsa*, diffèrent de mes préparations. Chez *Porima*, nous trouvons entre les bandes V et IV de l'aile antérieure, un ruban jaune clair qui se change en blanc chez les exemplaires foncés de *Prorsa*. Plus cette bande claire s'élargit, plus la réunion des autres bandes chez *Vanessa prorsa* devient parfaite. *En résumé, l'étude du développement ontogénétiques du dessin de* Vanessa levana *nous mène aux résultats suivants* :

1. Tout d'abord, nous trouvons une rangée de taches claires au bord marginal de l'aile « les taches marginales

blanches de van Bemmelen », qui se conservent en nombre variable dans le dessin du papillon, et qui sont de grande importance phylogénétique. Plus tard, nous trouvons sur l'aile un dessin prononcé, formé par la distribution caractéristique d'écailles rougeâtres. Ce qui nous paraît maintenant comme dessin, deviendra plus tard la couleur du fond de l'aile; les rubans primitifs se transforment en grande partie en bandes.

2. Les bandes du dessin du papillon apparaissent d'abord dans la cellule discoïdale, elles sont de couleur grisâtre et séparées distinctement. Elles s'étendent de la cellule discoïdale vers le bord interne de l'aile et se prolongent vers la fin du développement jusqu'au bord externe.

3. La fusion des bandes marche en général de la racine de l'aile vers sa pointe ou vers les bords.

4. Les écailles noires ne se répandent pas d'une manière égale sur toute la surface de l'aile, il y a des endroits, par exemple, les rubans, entre les bandes IV et V, I et II, qui conservent plus longtemps la couleur du fond, tandis que d'autres disparaissent plus vite comme celles entre les bandes XI-IV. Dans la cellule marginale 5 les écailles jaunes gardent leur coloris longtemps, ainsi que les écailles dans la bande VII.

5. Le dessin sur l'aile inférieure se développe plus vite sous plusieurs rapports, que celui de l'aile supérieure.

6. La fusion des bandes chez la chrysalide a lieu de la même manière que la fusion des bandes qui s'opère chez les différentes variétés qui relient *Vanessa levana* à *Vanessa prorsa*. La métamorphose du dessin de *levana* en celui de *prorsa* ne répond pas à la manière de voir de *Weismann*. La tache noire sur le ruban jaunâtre entre les bandes IV et V de l'aile supérieure de *Vanessa prorsa* n'est pas nouvelle, c'est un reste des bandes IV, V et VI qui ne se développe pas complètement. Les autres rubans clairs de *prorsa* et de *levana* sont identiques dans leur disposition.

En comparant le développement ontogénétique et phylo-

génétique du dessin de *V. levana*, nous voyons que les métamorphoses sont les mêmes dans l'ontogenèse et la phylogenèse, ce qui confirme la supposition que *Vanessa levana* est la forme *originaire* de laquelle se sont différenciées *Vanessa porima* et *Vanessa prorsa*.

Vanessa urticæ (Pl. VI, fig. 28-30, VII, 31, 32).

Comme chez *Vanessa levana* nous trouvons aussi chez *V. urticæ* deux sortes de matières colorantes dans les membranes de l'aile de la chrysalide. Le pigment jaune semble être plus à la surface, tandis que le pigment rouge se trouve dans une couche plus profonde. La couleur rouge prévaut *dans l'aile supérieure*, surtout sur le bord externe et sur la racine, tandis que le pigment jaune se trouve principalement dans les cellules marginales. *Dans l'aile inférieure*, on ne voit que du rouge avec des traces de jaune dans la huitième et la neuvième cellule marginale.

L'aile supérieure de la chrysalide est maintenant de couleur jaune pâle, mais elle devient bientôt rose comme nous l'avons aussi vu chez *Vanessa levana*, qu'elle soit à l'air ou dans l'alcool. Ce changement ne se produit plus après l'apparition des écailles rougeâtres. A ce degré de développement de la chrysalide, la surface de l'aile n'est pas encore divisée en parties coloriées et incolores. Un dessin semblable à celui de l'insecte apparaît cependant en observant l'aile à la lumière refléchie. Nous voyons alors que les parties de l'aile qui plus tard sont couvertes d'écailles noires paraissent bleuâtres, tandis que celles qui deviendront jaunes paraissent roses. Cela prouve *que les écailles diffèrent déjà de bonne heure dans leur constitution physique.* Comme chez *Vanessa levana*, nous trouvons, avant que le dessin définitif apparaisse, un dessin primitif, provenant de ce qu'à certaines places de la surface de l'aile la couleur du fond devient plus sombre, tandis qu'elle reste claire à d'autres. Avant que cette différenciation ne se produise,

nous voyons, sur les cellules marginales de l'aile supérieure, des points clairs, limités par des taches plus foncées qui correspondent aux taches marginales de van Bemmelen.

L'assombrissement de la couleur du fond s'accomplit peu à peu. Le centre des rubans est plus foncé que les bords, les parties internes plus que les externes. Chez *Vanessa levana* neuf bandes rougeâtres s'étaient développées ; nous n'en retrouvons que quatre chez *Vanessa urticæ* (fig. 28 *a*). Les trois premiers rubans qui se réunissent, correspondent, d'après leur disposition, aux rubans 1, 3 et 6 de *Vanessa levana.* Sur la partie de l'aile où la fusion des rubans 1, 2, 3 a eu lieu, on trouve dans la quatrième et dans la cinquième cellule marginale deux points clairs qui toutefois ne sont pas identiques avec les points marginaux.

Dans l'aile inférieure nous voyons un large ruban rougeâtre à la place des rubans I *et* II *de levana* (fig. 28 *b*). Les parties de l'aile qui ne portent pas d'écailles rougeâtres sont destinées à devenir noires dans le dessin définitif. Ces parties de l'aile réservées aux écailles noires se distinguent de celles de *Levana* en ce qu'elles sont mieux déterminées dès leur origine et que plus tard elles ne changent plus ni de forme ni de surface. On comprend par là que *Urech*, a pu prétendre que le dessin de la chrysalide de *Vanessa urticæ*, est absolument semblable à celui de l'insecte parfait et qu'il reste constant pendant son développement. Comme la couleur du fond, *les écailles noires aussi se répandent du centre des bandes à leurs bords et des parties postérieures aux parties antérieures. Dans l'aile supérieure* (fig. 29 *a*), nous trouvons les premières écailles noires sur la racine de l'aile et sur le point clair qui interrompt le ruban rougeâtre dans la cellule marginale 5. *Sur l'aile inférieure* (fig. 29 *b*), elles dépassent la cellule discoïdale. Nous en trouvons encore çà et là au fond de la première, seconde, neuvième et dixième cellule marginale.

A côté des dessins foncés nous trouvons au bord latéral

des ailes dans chaque cellule marginale deux lignes parallèles jaune clair.

Dans la figure 30 a, nous observons sur l'*aile supérieure* cinq taches sombres qui représentent des fragments de bandes. La sixième bande, qui correspond aux bandes XI à IX, s'étend de la racine de l'aile au premier tiers de la cellule discoïdale. La longue tache suivante, située sur l'enfourchement de la première branche de la nervure médiane doit être identifiée avec la bande VIII et mise en rapport avec une seconde tache foncée dans la sixième cellule marginale qui se retrouve chez *Levana* plus grande que chez *Urticæ*. La bande VII, qui est aussi peu prononcée chez *Levana*, se fond dans sa partie postérieure avec la bande VIII, vers le bord antérieur elle disparaît complètement. De la bande VI, il ne reste qu'une ligne étroite comme limite intérieure des nervures discocellulaires, tandis que la bande V s'élargit tant que l'on pourrait croire qu'une partie de la bande IV s'est fondue avec elle. Les bandes V et VI se décomposent dans les cellules latérales marginales 4 et 5 et forment les taches foncées dont il a été question plus haut.

La prochaine bande, moins foncée que les précédentes, paraît correspondre aux bandes III et II, mais ne s'étend que jusque dans la deuxième cellule latérale. La bande I, qui n'est fortement colorée que dans sa partie postérieure, est représentée dans la cellule d'enfourchement et dans les cellules marginales par une suite de taches falciformes, limitées latéralement par une ligne continue.

Aucune des bandes foncées n'atteint encore le bord externe de l'aile et même les rubans rougeâtres sont ici beaucoup plus clairs. Les étroites lignes parallèles jaune clair limitant les bords latéraux de l'aile, se fondent en un large ruban. *Dans l'aile inférieure* (fig. 30 *b*), les écailles foncées sont relativement plus nombreuses que dans l'aile supérieure. Nous observons des fusions de bandes dans la cellule qui correspondent aux bandes XI-VI *de Vanessa*

levana et d'autres sur le bord latéral de l'aile qui comprennent les bandes V-III.

La bande II paraît avoir disparu, la bande I est représentée dans la deuxième et huitième cellule latérale par des taches semblables à celles de l'aile supérieure. Dans l'aile inférieure aussi les deux rangées de lignes jaunes qui limitent la marge de l'aile se sont fusionnées.

Plus tard, les bandes sur *l'aile supérieure* (fig. 31 *a*) se colorent uniformément et deviennent plus longues et plus larges, c'est-à-dire elles atteignent maintenant le bord extérieur, bien qu'elles ne soient pas encore entièrement pigmentées. Les bandes XI, X, IX, VIII se fondent au bord interne de l'aile. La bande I a subi les mêmes changements que dans l'aile supérieure, le ruban rougeâtre est devenu plus étroit, et le bout interne du ruban s'est raccourci.

Dans l'aile adulte, les rubans séparant les bandes XI, X, IX, VIII et VI et V, III et II (fig. 32 *a*) sont devenues plus étroits. Sur le bord interne, les écailles foncées se sont étendues jusqu'au bout de la bande I, de sorte que le coté interne de l'aile est bordé de noir; au bord externe toutes les bandes se sont fondues. Les bandes III et II se réunissent avec I, qui est devenue plus large, et entrecoupée au bord externe par une petite tache claire.

Celle-ci se trouve au-dessus de la cellule d'enfourchement et correspond peut-être à un des points marginaux primitifs. La bande I longe le bord marginal.

Dans l'*aile inférieure*, les écailles foncées sont tellement augmentées, qu'il ne reste qu'une très petite partie du ruban rougeâtre (fig. 32 *b*).

Les chrysalides de *Vanessa urticæ*, élevées au froid, sont mieux pourvues d'écailles noires, ce qui occasionne la fusion des bandes VI, V, IV, III, II et I, comme nous le voyons sur les ailes de l'aberration de *V. ichnoides*. Dans l'aile *inférieure*, le ruban rougeâtre est entièrement couvert d'écailles noires. La chaleur produit, au contraire, des formes plus claires.

Les aberrations de *Vanessa levana* et de *Vanessa urticæ*

élevées artificiellement au chaud ou au froid ressemblent donc à celles de *Papilio podalirius* et de *Papilio machaon*. Dans les deux cas, les écailles foncées augmentent sous l'influence de la chaleur chez les formes moins avancées *Levana* et *Podalirius* tandis que leur nombre est réduit sous les mêmes influences chez *Urticæ* et *Machaon*, dont le dessin est plus avancé. Sous d'autres rapports aussi le développement du dessin de *Levana* diffère de celui d'*Urticæ* dans la même direction que le dessin de *Podarilius* de celui de *Machaon*. En résumé, nous pouvons dire :

1. Le dessin d'*Urticæ* diffère de celui de *Levana* en ce que, dès son origine, il est mieux déterminé.

2. Le nombre de bandes est moins grand dès le commencement et se réduit encore par la fusion de bandes durant le développement.

3. Les bandes d'*Urticæ* sont plus courtes que celles de *Levana*, à l'exception de la bande sur la racine et de la bande marginale.

4. Chez *Urticæ*, ce n'est qu'une seule des taches primitives de van Bemmelen qui se retrouve dans le dessin du papillon, tandis que chez *Levana* il y en a plusieurs qui y sont conservées.

Les caractères communs que présentent le dessin des chrysalides des deux Vanesses sont les suivants :

1. Le dessin originaire de l'aile se compose de taches marginales claires, limitées de noir.

2. Les deux ailes sont dessinées en rouge avant l'apparition des écailles noires, celui d'*Urticæ* est mieux déterminé que celui de *Levana*.

3. Les écailles foncées se répandent des parties internes de l'aile aux parties externes et de la cellule au bord marginal.

Vanessa io L. (Pl. VII-VIII, fig. 33-36).

Au commencement de son évolution, le dessin de *l'aile supérieure* de *V. io* a beaucoup de ressemblance avec le des-

sin primitif de *V. urticæ*. Nous trouvons chez les deux Papillons des bandes orangées disposées d'une façon analogue qui ne diffèrent que par le degré de leur fusion (fig. 33).

Chez *V. io*, les parties médianes des bandes orangées se sont fondues complètement; chez *V. urticæ* la fusion n'est pas poussée si loin, ce qui nous montre que déjà à une époque peu avancée de son développement, *V. urticæ* représente un type plus primitif que *V. io*. On pourrait croire que la formation de l'œil qui caractérise le dessin de *V. io* d'une manière si frappante, distinguerait ce Papillon de bonne heure de l'espèce voisine. Mais l'évolution des dessins nous montre que ce n'est point le cas. Les parties du dessin qui forment plus tard la prunelle rouge de l'œil sont chez *V. io* originairement en rapport avec les bandes rouges du dessin primaire de la chrysalide. Elles sont identiques aux extrémités des bandes 1 et 2 de *V. urticæ*, mais elles tendent déjà à se séparer de la partie principale de la bande, dès leur apparition.

Nous venons d'indiquer que la réunion des bandes orangées est plus parfaite chez *V. io* que chez *V. urticæ*, ce changement est plus évident sur la partie interne des ailes. Nous observons ensuite que les bandes orangées de *V. io* ne se prolongent pas si loin vers le bord antérieur que chez *V. urticæ*. Une réduction semblable se produit quoique moins frappante pendant l'évolution de *V. urticæ*.

Les taches claires que nous observons chez *V. urticæ* dans les espaces internervuraux 5 et 6, et qui se forment sur la ligne de réunion des bandes 1 et 2, n'apparaissent pas chez *V. io*. Mais à leur place, et un peu plus rapprochées du bord marginal, nous en voyons deux semblables qui font partie de la rangée de taches caractéristique pour le dessin primaire des Vanesses que van Bemmelen avait appelées : taches des cellules marginales (*Seitenrandzellflecke*).

Dans *l'aile inférieure*, les écailles orangées sont réunies en deux taches assez étendues, occupant les sixième, septième et huitième espaces internervuraux.

Chez *V. urticæ*, les écailles orangées se répandent jusque dans le troisième espace internervural.

Les bandes orangées sur *l'aile supérieure* qui, comme nous l'avons déjà observé chez *Vanessa urticæ* représentent le fond de l'aile, deviennent progressivement plus foncées, ce que j'ai tâché de faire ressortir en figure 34 *a*. A l'époque représentée, nous voyons aussi apparaître les premières écailles brun foncé. Elles font leur début au dedans et autour de l'œil dans la région des bandes définitives I, II, III, IV et V.

Les écailles qui forment la pupille représentent un fragment de III, la prunelle est donnée par les bandes rouges 1 et 2 et l'iris se compose des bandes foncées IV, V et I, II. Entre la prunelle et l'iris nous distinguons déjà maintenant un étroit cercle d'écailles jaune blanchâtre. La bande I se continue en bandelettes diminuant de largeur au bord interne.

Sur *l'aile inférieure* (fig. 34 *b*) les écailles foncées apparaissent surtout à la face inférieure, la face supérieure est encore couverte d'écailles jaune clair à l'exception de quelques groupes d'écailles orangées et brunes qui se trouvent à la place de l'œil dans les espaces internervuraux 3, 4 et 5. L'œil est formé à cette époque par une pupille composée d'écailles ayant la couleur du fond et par une prunelle qui consiste en deux fragments de bandes ; probablement de II et de III. La prunelle, maintenant un cercle étroit, s'élargit de plus en plus ; à mesure que les nervures traversent l'œil, elles se garnissent d'écailles noires qui, en augmentant de nombre, se fondent à la prunelle. La première bande est représentée par nne bandelette étroite sur le bord marginal, les bandes IV, V, VI et VIII ne sont pas plus larges et se trouvent sur la partie médiane de l'aile. Elles forment un zigzag plus ou moins prononcé.

A *l'envers de l'aile* nous trouvons un plus grand nombre de lignes parallèles qui ressortent de plus en plus sur le fond jaunâtre. Aux époques suivantes, les écailles noires se mul-

tiplient visiblement (fig. 35 et 36) ; les bandes deviennent plus larges et il y a de nouvelles bandes et de nouvelles taches qui apparaissent. Sur *l'aile supérieure* nous apercevons pour la première fois des bandelettes correspondant à VIII, IX, X et une rangée marginale de taches. A *l'envers de l'aile* nous voyons apparaître, parallèles entre elles, des lignes d'écailles noires semblables à celles qui s'étaient formées précédemment sur le même côté sur l'aile inférieure. *L'aile inférieure* s'est également assombrie. A mesure que la prunelle de l'œil est devenue plus large, la pupille a diminué de grandeur. En outre des bandes qui contribuent à former l'œil, nous observons à cette époque à la surface de l'aile une bandelette qui peut être identifiée à V. Tous les autres éléments du dessin qui contribuent à assombrir l'aile appartiennent à sa surface inférieure. Ils sont visibles de l'autre côté parce que, ici, une grande partie des écailles est encore plus ou moins transparente. A *l'envers de l'aile*, nous voyons des fragments de la bande I disposés en taches longitudinales. IV, V et VII sont des bandes continues, mais moins distinctes que IV et VII ne l'étaient auparavant, parce que les écailles formant les petites bandelettes ont augmenté en nombre et effacent leurs contours. Les bandelettes au contraire ressortent bien plus nettement dans toute leur étendue. Nous en comptons quinze qui sont presque toutes parallèles et se prolongent jusqu'au bord interne se fondant parfois en dessin à forme de réseau.

Dans la figure 36 qui représente un dessin encore plus avancé I, II et VII, VIII se sont presque complètement fondues sur *l'aile supérieure*. Dans les troisième et quatrième espaces internervuraux, la présence de deux taches jaune clair nous indique encore la place où la réunion des bandes I et II a eu lieu ; elles se trouvent en dehors des taches marginales de *van Bemmelen* et ne sont donc pas identiques à ces dernières. Les taches de *van Bemmelen* s'effacent sous des écailles noires de la deuxième bande. Dans la partie antérieure des bandes, les écailles noires ne sont encore que peu

abondantes et c'est pour cela que l'iris de l'œil n'est pas encore fermé. A *l'envers de l'aile*, les lignes noires se sont développées aussi parfaitement que sur l'aile inférieure à l'époque précédente. Sur le bord antérieur où elles paraissent le plus distinctes, nous en comptons à peu près une trentaine. Dans *l'aile inférieure*, la prunelle de l'œil s'est tellement étendue que nous n'apercevons plus de pupille : chez l'insecte parfait cependant une pupille reparaît formée alors par des écailles irisées bleues. Sur les deux surfaces de l'aile, les écailles noires ont encore augmenté en nombre et à la face supérieure aussi les parties de couleur rouge se sont assombries.

En résumé, il nous faudra dire que le dessin de *V. io*, quoique sa forme originaire ait beaucoup de ressemblance avec le dessin primitif de V. *urticæ*, appartient à un type très avancé. Les changements qui se produisent pendant son évolution ne diffèrent pas essentiellement de ceux que nous voyons se succéder chez *urticæ. V. io* et *V. urticæ* bien qu'étant issues toutes les deux d'une forme analogue à *V. levana* et variant dans le même sens ont donné deux formes distinctes car, par un phénomène de génépistase *V. urticæ* s'arrête, tandis que, la fusion des bandes continuant, nous aboutissons au type de *V. io*.

Ayant terminé les recherches sur l'évolution du dessin de *V. io*, j'ai eu la chance de me procurer des ailes de la chrysalide de ce papillon avec un dessin encore bien plus primitif que celui qui a été décrit. Ce dessin étant de grande importance pour éclaircir la phylogenèse du papillon, j'en tracerai les caractères principaux. Les ailes avaient été incluses dans de la gélatine glycérinée et nous paraissaient blanches au premier abord. Cependant en les orientant sur un fond foncé de façon que leur base était tournée vers la lumière, on apercevait un chatoiement bleu sur quelques parties de la surface. Sur l'aile la plus reculée dans son développement, les écailles chatoyantes sont disposées en plusieurs bandes longitudinales dont une plus étroite occupe

l'extrémité du bord marginal, tandis que la plus large prend son issue au fond du premier espace internervural. En formant une ligne arquée sur la pointe de l'aile, la bande se dirige vers le bord interne où nous la voyons aboutir dans le 8[e] espace internervural. En comparant cette bande au dessin de l'insecte parfait, nous retrouvons le bout antérieur de la bande qui formait la ligne arquée dans le cercle et dans une partie de l'iris de l'œil du papillon, tandis que sa partie interne se transforme dans la rangée de taches marginales découverte par van Bemmelen comme dessin le plus primitif propre à tous les Vanesses. Une troisième bande moins longue et moins distincte se trouve diamétralement opposée à la seconde se fondant avec celle-ci dans le septième espace internervural et correspondant à la bande IV du papillon. Les bandes V, VI et VIII ne sont ainsi que légèrement tracées, mais, de plus, intéressantes puisqu'elles sont bien plus étendues que dans le dessin de l'insecte parfait. VI commence au bord externe, elle traverse la cellule du bord en dehors, puis en dedans des nervures discocellulaires et se prolonge, étant légèrement courbée vers la base de l'aile, jusqu'au bord interne. VIII est aussi longue et à peu près parallèle à V, VI. Dans l'espace internervural 9 elle se tourne vers la base de l'aile et paraît se fondre à IX.

Comparé au dessin primitif de *V. urticæ*, nous sommes frappé par la disposition semblable des bandes chatoyantes et des parties claires qui séparent, avant l'apparition des écailles noires, les bandes rougeâtres de *V. urticæ*. D'autre part, ces bandes claires de *V. urticæ* et les bandes chatoyantes de *V. io* sont identiques aux bandes foncées qui apparaissent chez *V. levana* dans le dessin du papillon. Cette forme si intéressante de *V. io* prouve donc les rapports très évidents entre le dessin des trois espèces de *Vanessa*, mais elle nous montre aussi que le dessin que van Bemmelen a noté comme étant le plus primitif et propre à toutes les Vanesses que les taches marginales blanches, sont précédées par une disposition encore moins différenciée, se com-

posant de bandes longitudinales pourvues d'écailles chatoyantes.

Deux autres préparations représentant les ailes de *V. io* à un état plus avancé nous font voir comme la bande III se décompose en taches et comme les bouts internes des bandes IV, V, VI, VIII s'effacent à mesure que la teinte rose se répand sur la surface de l'aile. Ce sont deux fragments de l'iris et une tache séparant les bandes VI et VIII qui acquièrent les premiers des écailles de couleur rouge.

Vanessa atalanta L. (Pl. VIII-IX, fig. 37-41).

En comparant le dessin des ailes de l'insecte parfait de *V. atalanta* à ceux de *V. levana*, *V. urticæ*, *V. io* nous sommes frappés par les différences considérables qui dès le premier abord nous font soupçonner que nous avons affaire à deux types d'origines distinctes. Chez les Papillons nommés en second lieu la plus grande partie de la surface des ailes est couverte par des écailles qui présentent la couleur du fond ; chez *V. atalanta* ce sont au contraire les écailles noires qui prévalent dans le dessin, réduisant le fond à une bande peu étendue. Nous trouvons ensuite que l'apparence de *V. atalanta* est modifiée considérablement par des écailles blanches qui se développent en grand nombre à des endroits où chez *V. levana*, *V. urticæ*, *V. io* ne se trouvaient que des groupes peu étendus d'écailles. Cette augmentation du blanc apparaît surtout dans la rangée de taches au bord marginal et dans la grande tache longitudinale qui sépare les bandes III et IV. Dans son « *Orthogenesis der Schmetterlinge* » Eimer appelait le type de dessin représenté par *V. atalanta* et aussi par un nombre de Papillons appartenant à différentes espèces : « *Eckfleck Schrägband typus.* » Ce nom indique les qualités essentielles qui distinguent le dessin de *V. atalanta* de celui des espèces voisines. Eimer nous donne ensuite le développement de ce type et il nous a montré que *V. cardui* était une forme intermédiaire entre les *Vanessa levana*,

urticæ, *io* d'une part et d'autre part *V. atalanta* qui est la plus modifié. Ces mêmes relations que Eimer a pu établir entre *V. atalanta* et les autres *Vanesses* en étudiant la phylogenèse de ce genre deviennent aussi évidentes par l'étude de l'ontogenèse et nous verrons que ce que je viens de dire en résumant les résultats de l'étude de l'évolution du dessin chez *V. io* pourra aussi être soutenu chez *V. atalanta.* A une époque peu avancée du développement de *V atalanta*, il est curieux de constater que les cellules génératrices des écailles sont à ce point pleines d'un pigment rouge carmin qu'on pourrait parler chez les Papillons d'un stade rouge. En considérant les états encore plus jeunes, nous voyons que le pigment rouge dérive d'un pigment jaune clair qui passe premièrement à l'orange. Ce changement peut se produire au bout de quelques heures si nous incluons les ailes dans de la gélatine glycérinée. Le passage du pigment des cellules génératrices de jaune en rouge qui s'accomplit sous nos yeux prouve clairement que chez *V. atalanta*, où le développement du pigment rouge est tout à fait remarquable, cette couleur ne peut être regardée comme la plus primitive. C'est un résultat contradictoire aux opinions de Piepers qui a posé l'hypothèse que tous les Papillons étaient originairement colorés de rouge et que, de cette couleur, toutes les autres dérivaient.

Pendant que les ailes sont teintes en rouge, les taches sur le bord marginal des ailes qui, chez l'insecte parfait, deviennent blanches, représentent les seules différenciations de la surface. Peu à peu le pigment rouge se concentre à certaines places, les écailles perdent leur transparence et nous voyons ressortir des taches et des bandes plus foncées sur les parties de la surface qui n'ont pas encore changé d'aspect. En figure 37 nous voyons que sur la partie marginale de *l'aile supérieure*, ce sont les dessins plus tard blancs qui ressortent les premiers. Ils apparaissent en deux bandes qui se fondent dans l'espace internervural 6 en formant un V. Au milieu de la bande, dans chaque espace internervural, nous

voyons une tache un peu plus foncée que l'entourage et en poussant plus loin nos recherches, nous trouvons que ces concentrations correspondent aux taches marginales de *van Bemmelen*, c'est-à-dire à des parties des bandes 1 et 2 de *V. urticæ*. A l'ouverture de la cellule nous voyons une troisième bande. Elle ressort sur le fond de l'aile par sa couleur orange et se continue en formant des taches isolées jusque dans l'espace internervural 8. C'est la bande transversale de couleur rouge que nous rencontrons dans le dessin de *V. atalanta* qui correspond à la bande III de la couleur du fond de *Urticæ*. Dans l'insecte parfait, cette bande rouge, maintenant décomposée en taches dans sa portion marginale, est continue, mais il est intéressant de voir que cet état chrysalidaire est conservé par l'insecte parfait d'une espèce voisine par *V. Dejeanii Godt.* de *Java*. Dans la cellule, la bande 3 se bifurque et le morceau de la bande qui se sépare a la forme d'un petit crochet. Une quatrième bande orangée étroite et courte se trouve à peu près au milieu de la cellule et ne la dépasse ni de l'un ni de l'autre côté. C'est la bande 4 de *V. urticæ* réduite à quelques rangées d'écailles comme chez *V. io*.

Sur *l'aile inférieure* le pigment rouge est plus abondant dans les espaces internervuraux du bord antérieur et au bord des nervures. A mesure que le développement avance, les analogies du dessin de *V. atalanta* avec celui de *V. urticæ* diminuent. En figure 38, les bandes 1 et 2 sont décomposées en taches disposées de la même manière que dans le dessin de l'insecte parfait, mais, au lieu d'être plus claires que les parties entourantes, elles ressortent maintenant par un ton plus foncé. La troisième bande de couleur orange est à ce moment continue et se prolonge jusque dans l'angle interne. Sur l'espace qui sépare la bifurcation de 3 de la bande 4 nous apercevons maintenant les premières écailles noires ou noirâtres (bande VIII) remplies d'un pigment brun granuleux. Nous observons que ce pigment se forme aussi sur l'emplacement des bandes I, II, III.

Sur *l'aile inférieure*, les écailles noires ou brun noir se développent plus vite que sur l'aile supérieure. Une bande de couleur orange se trouve sur son bord marginal dans les espaces internervuraux 3 à 8 et nous voyons au milieu de cette bande dans chaque espace internervural une tache plus claire. La bande orangée ne correspond pas tout à fait à 1 de *V. urticæ* ou de *V. io* ; chez les deux Papillons, la bande 1 se rapproche plus de la base de l'aile. Sur la *face inférieure*. nous voyons, à côté de plusieurs rangées longitudinales d'écailles jaunes, divers groupes d'écailles noires ; ce sont les commencements du dessin foncé. A la base de la bande orangée nous trouvons un petit nombre de lunules foncées appartenant à la bande III. Des taches noires sur les deux côtés des nervures discocellulaires indiquent les bandes V et VI. Un groupe d'écailles foncées en forme de 8 au milieu de la cellule correspond aux bandes VII, VIII. IX est indiquée par deux taches au fond des espaces internervuraux 2 et 8 et par un cercle noir à la base de la cellule. Il se peut que la bande X aussi soit comprise dans le groupe d'écailles en forme de cercle.

En figure 39 les bandes, I, II, III, IV sont données par d'étroites rangées d'écailles noires ou brun foncé souvent entrecoupées. Ces bandes sont mieux déterminées dans leur partie postérieure que dans leur portion antérieure. II et III n'ont un cours distinct que jusque dans le cinquième espace internervural ; à cet endroit, elles se fondent à IV et V, et forment avec ces dernières une grande tache foncée. C'est cette même tache qui est caractéristique pour la forme normale de *Vanessa urticæ* ; on l'appelle « tache marginale » ; une seconde tache marginale dans l'espace internervural 6 de *V. urticæ*, qui paraît être un prolongement de la bande VI, ne se trouve pas dans l'ontogenèse de *V. atalanta*. La partie de la bande VII qui se trouve au dehors de la cellule a beaucoup augmenté de largeur ; au dedans de la cellule, la bande VII se manifeste par une tache triangulaire foncée.

La forme et la disposition de cette bande nous rappellent

la bande VII de *V. levana*. Chez *V. urticæ* elle est representée par une tache noire très variable en grandeur; les variétés *Vanessa urticæ* var. *turcica* et *V. urticæ* var. *ichnusa* se distinguent surtout par l'agrandissement ou la réduction de cette tache. IX et X ne sont représentées que par d'étroites rangées de taches grises. IX se continue au dehors de la cellule jusque dans l'espace internervural 8 et se fond plus tard aux prolongements de VII et de VIII. En outre des bandes, nous apercevons, à cette époque du développement, des écailles noires aux extrémités des nervures transversales sur le bord marginal de l'aile. Sur l'*aile inférieure* les changements se produisent et à la face supérieure et à la face inférieure. A l'*envers*, les bandes déjà apparues en figure 38, deviennent plus foncées. En même temps, ce sont les rangées de taches jaunes dont j'avais parlé plus haut, qui se fondent formant des zigzags qui vont d'un bord à l'autre sur la partie médiane de l'aile. Sur le bord latéral, les rangées d'écailles jaunes ne sont pas continues. A la surface de l'aile le commencement de la bande III se trouve intercalé entre la bande orangée et les lunules qui composent la bande III à la face inférieure de l'aile et que l'on aperçoit par transparence.

Quelques écailles noires au bord marginal font partie de I qui se développe plus tard. Des rangées de taches claires au milieu de la bande orangée qui se forment aussi d'écailles foncées indiquent la deuxième bande. I II III se réunissent sur la côte et sur le bord interne. Nous observons en outre la présence d'écailles foncées sur la base de l'aile et sur les espaces internervuraux 3, 4, 5 entre les bandes III et VI à la face inférieure de l'aile. L'accroissement du nombre des écailles noires fait de rapides progrès. Sur l'aile supérieure la bande transversale orange est bordée dans sa partie basale par une large bande noire représentant dans sa portion antérieure le groupement des bandes V et VI, dans sa partie postérieure le prolongement des mêmes bandes et de III. Dans l'espace internervural 6 nous trouvons devant la

tache marginale une autre de couleur blanche appartenant à la rangée de taches marginales primaires de *van Bemmelen*. A l'envers de l'aile inférieure nous constatons une augmentation très forte d'écailles noires. V et VI se sont allongées et fondues. VIII est représentée par deux taches ; IX et X ensemble forment le dessin au fond de la cellule. Les groupes d'écailles jaunes, qui étaient disposés en bandes en zigzag, sont maintenant mêlés d'écailles noires et forment six à sept bandelettes qui s'étendent d'un bord à l'autre de l'aile. A la surface de l'aile, nous notons des changements analogues, c'est-à-dire un assombrissement général du dessin.

A cette époque de son développement, le dessin de *V. atalanta* peut-être comparé à celui de *V. cardui*, mais ce stade intermédiaire ne dure pas très longtemps. En figure 41 le dessin de *atalanta* s'est développé avec tous les caractères spéciaux. Ce sont surtout les dessins blancs sur l'apex de l'aile qui ressortent distinctement, les bandes foncées qui étaient gris noir sont devenues noires, elles ont augmenté en longueur et en largeur, et par ces changements, les caractères rouges du dessin ressortent bien plus nettement que jusqu'alors. Les différenciations qui ont lieu jusqu'à l'éclosion se rapportent surtout à la forme des taches blanches de la bande rouge et aux bandes noires sur la base de l'aile.

Limenitis sibylla. (Pl. IX-X, fig. 42-45).

Chez la chrysalide de *L. sibylla*, le dessin ne fait pas son début sur le dessus des ailes ; il apparaît pour la première fois *sur la face inférieure*. Il est, de plus, frappant que ce dessin originaire de *L. sibylla* ait beaucoup de ressemblance avec le dessin primitif des Vanesses. D'autre part, nous trouvons aussi dans le dessin élémentaire de *L. sibylla*, des rapports avec le dessin des *Thais*, quoique la *Limenitis* occupe dans le système une place assez éloignée de ces dernières. Ce qui nous rappelle sur les ailes de la chrysalide de

L. sibylla, les commencements du dessin des *Thais*, ce sont les écailles jaune orange qui apparaissent les premières et suivent les courbes décrites par les trachées et les nervures.

Dans les premiers stades du dessin, nous voyons trois taches longitudinales de couleur jaune orange qui ressortent sur un fond jaune clair (fig. 42 *a*,*b*). Deux de ces taches bordent les nervures discocellulaires des deux côtés, et la troisième se trouve à peu près au milieu de la cellule. Les bandes jaune orange correspondent donc aux bandes 4, 5, 6 de *V. levana*.

Sur l'aile inférieure, une bande plus large que celles de l'aile supérieure se trouve au bord marginal. Dans chaque espace internervural, nous trouvons deux taches claires situées sur la bissectrice,qui nous forcent à admettre que la bande doit être considérée comme une réunion de trois bandelettes à peu près parallèles. Nous rencontrons une formation semblable sur les ailes inférieures de *V. levana*, là aussi les deux bandelettes formant la bande marginale ne sont fondues qu'aux endroits où la bande est traversée par les nervures. Chez *L. sibylla*, des rangées d'écailles orangées se continuent aussi des deux côtés de quelques nervures. Une seconde paire de bandes orangées est située sur les bords des nervures discocellulaires, comme cela a lieu pour l'aile supérieure.

L'époque du développement que j'ai représenté en figure 42 *a*,*b*, nous montre, à côté des différenciations dont je viens de parler, un accroissement progressif d'écailles orangées sur l'*aile supérieure*; nous voyons sur l'angle apical deux bandes en partie fondues (là où les bandes sont traversées par des nervures) correspondant à 1 et à 2 de *V. levana*; ces bandes se prolongent jusque dans le cinquième espace internervural.

En avant de 4, nous voyons une ligne formée d'écailles orangées qui est en rapport avec 4 par des rangées d'écailles de même couleur, qui suivent le cours des nervures. Je crois pouvoir identifier cette bandelette avec 3 de *V. levana*. Les

autres bandes que j'avais déjà remarquées plus tôt sont maintenant plus larges.

Sur l'*aile inférieure* le dessin n'a pas changé. La couleur des écailles est devenue plus foncée, et leur nombre a augmenté sur la portion interne des bandes marginales.

Sur les deux ailes, il est évident que les bandes ont tendance à se fondre. En figure 43, la fusion de 1, 2, 3, 4, 5 et de 6, 7, est à peu près parfaite. Au milieu des bandes marginales des ailes supérieures, il n'y a qu'une seule rangée de taches claires qui n'a pas été touchée par la transformation. Une tache claire isolée est située au bas du second espace internervural. Ce n'est qu'à cette époque avancée que la surface des ailes commence à être dessinée par une rangée de taches composées d'écailles jaune clair, situées dans l'espace qui sépare les bandes 2 et 3, à l'envers de l'aile. Cette bande entrecoupée s'étend du bord antérieur au bord interne de l'aile et correspond à la rangée de taches blanches que Eimer a nommée « Helles Mittelfeld ». Une bande analogue se forme sur l'aile inférieure, entre 2 et 4 de l'envers. Nous observons en outre sur l'aile inférieure dans les espaces internervuraux 5, 6, 8, des groupes d'écailles noirâtres. Dans un état encore plus avancé les écailles noires commencent à se former aussi sur l'aile supérieure. Elles sont disposées de manière à ce que nous voyions dans chaque espace internervural une tache noirâtre. La tache du sixième espace internervural est la plus distincte ; dans le huitième, nous en trouvons également deux. Dans les espaces 3 et 4, les taches sont bordées dans leur partie basale d'écailles de couleur orange.

Des écailles contenant du pigment noir se trouvent en outre entre les bandes 4, 5, 6, 7, 8 et 9 de la face inférieure des ailes. Les bandes jaune orangé sur les deux surfaces des ailes n'ont pas changé d'aspect.

Tous ces changements se voient encore plus nettement en figure 44. La rangée de taches noirâtres se prolonge par quelques écailles dans le premier et le second espace inter-

nervural, et il n'y a que la tache blanche dans l'espace 6 qui garde sa couleur claire. Chez *V. levana*, une tache semblable est située à la même place dans l'espace 7. Nous observons maintenant aussi des écailles orangées à la base de la tache noirâtre dans l'espace internervural 5. Au devant de la rangée de taches correspondant à une bande II, nous en voyons alors une seconde moins entrecoupée, identique à I de *levana*.

Comme nous venons de constater pour II, c'est aussi la portion de cette bande située dans l'espace internervural 6 qui est le moins développée. La bande médiane blanche (Weisses Mittelfeld) est bordée dans sa partie basale, de plusieurs groupes d'écailles noirâtres; c'est la bande IV. Toutes les autres bandes V, VI, VII, VIII, IX, qui avaient fait plus tôt leur apparition, ont augmenté en longueur et en largeur. A l'envers de l'aile, nous voyons que les bandes marginales se fondent aussi dans leur portion interne en une seule bande continue. Le même changement peut être constaté pour la bande orange de l'aile inférieure qui vient de se former également à la surface supérieure. Sur chaque côté de la bande orange de la bande II qui occupe la partie médiane de la bande orangée, nous remarquons encore une autre rangée de taches foncées parallèle à la première. Sur la partie médiane de l'aile, les bandes IV, V, VI font leur apparition, et un groupe d'écailles étendu occupe la base de l'aile, se composant probablement comme chez *V. levana* des bandes VII à XI. A ce moment du développement, toutes les bandes primitives qui n'avaient jusqu'alors apparu qu'à la face inférieure de l'aile, se présentent à la face supérieure en couleur orange. Tous ces changements caractéristiques aussi, pour le développement du dessin chez *V. levana*, ont pour résultat de plus en plus de préciser et de simplifier le dessin de la chrysalide, comme nous le voyons en comparant la figure 4 aux précédentes. La simplification du dessin se produit surtout par l'accroissement du nombre des écailles noires, et par la réunion de bandes voisines

qui s'ensuit. Ainsi, les ailes de la chrysalide arrivent déjà avant l'éclosion à un état où la couleur du fond est presque complètement supprimée par la couleur foncée du dessin. La bande blanche médiane seulement, les trois petites taches de l'angle apical de l'aile et une bandelette étroite entre VII et VIII, restent teintes de la couleur du fond dans l'insecte parfait. A l'envers des ailes, nous observons juste le contraire. Ici la couleur du dessin a été arrêtée dans son développement à son début, pendant que la couleur orange s'est répandue sur la partie principale de la surface, qui est interrompue par la bande et les taches blanches que nous observons aussi à la surface supérieure des ailes. Les contrastes que les deux surfaces des ailes de *L. sibylla* nous offrent d'une manière si frappante, sont le résultat d'un phénomène pareil à la génépistase. Cependant, comme le phénomène se produit ici dans les organes d'un même insecte, on lui a appliqué le terme de *Hétérépistase*.

Argynnis paphia L. (Pl. X, fig. 46-48).

La figure 46 nous montre une paire d'ailes de *A. paphia* à une époque du développement peu avancée. Sur l'*aile supérieure* presque toute la surface est couverte d'écailles roses, qui présentent la couleur du fond. Seulement les bords et la base de l'aile sont jaunâtres et sur la partie médiane, la monotonie du coloris est interrompue par des rangées de taches et par des bandes plus claires. Il n'est pas possible de dire si la couleur du fond avait été originairement concentrée sur des bandes pareilles à celles de *V. levana* et si l'aspect présent était un résultat de la fusion des bandes primitives, comme nous le voyons chez *V. io*. Mais la disposition des bandes plus claires dans l'aile supérieure et surtout le dessin de l'aile inférieure, où une disposition des écailles roses en bandes est encore évidente, semblent justifier cette supposition. Nous aurons cependant plus de difficultés à tenter la reconstitution des bandes primitives sur

l'aile supérieure de *A. paphia* qu'à rapporter les bandes et les rangées de taches claires à celles du schéma. A l'extrémité du bord marginal, nous voyons une rangée de taches qui, si on la compare au schéma, doit être identifiée à une partie de I. La suivante, ayant beaucoup de ressemblance dans sa disposition avec la rangée de taches marginales chez les *Vanesses*, correspond à II. III est indiquée par une seule tache en dedans de II. IV est représentée par une courte bande dans les espaces internervuraux 4, 5 et 6. Les nervures discocellulaires sont bordées de V et de VI, et, au dedans de la cellule, nous voyons les bandes VII, VIII et IX. Les écailles qui se trouvent sur les bandes sont encore très courtes et font l'impression de se trouver au commencement de leur développement. Un caractère tout à fait nouveau du dessin et que nous ne rencontrons dans aucun autre papillon se présente sous la forme d'une bande transversale (Eimer) qui s'étend le long de la première branche de la nervure médiane. Les écailles qui se trouvent sur cette bande tournent, ce qui est très remarquable, la pointe vers la base de l'aile et les tiges vers le bord marginal. Sur l'*aile inférieure*, nous trouvons les bandes II, III et IV bordées de bandelettes roses formant, au bord marginal, des lunules. Dans les périodes plus avancées du développement, les écailles de couleur rose passent à l'orangé et sur les taches et les bandes claires, les écailles noires atteignent leur état définitif sans altérer la disposition du dessin. Le seul changement un peu important qui se soit produit sont trois nouvelles bandes transversales qui longent la radiale et les deux autres branches de la médiane sur l'*aile supérieure*. Sur l'*aile inférieure*, la formation d'écailles noires n'a pas encore commencé, mais la couleur du fond a modifié la forme des bandes et les taches claires du dessin (fig. 47). Les seuls changements qui se produisent depuis cette époque jusqu'à l'éclosion, se manifestent uniquement dans l'accroissement du nombre des écailles noires et dans la fusion des taches, comme nous l'avons représenté dans la figure 48.

Deilephila porcellus L. (Pl. X, fig. 49-50).

Dans la figure 49, j'ai représenté une paire d'ailes de la chrysalide de *D. porcellus*, les plus jeunes que j'ai pu obtenir. Quoique le dessin ne soit plus tout à fait à son début, il pourra quand même nous donner une idée de son évolution, si nous le comparons à celui des ailes plus âgées et au dessin des espèces voisines.

Le fond des ailes dans la figure 49 est jaune clair, mais les écailles, et surtout celles qui se trouvent sur la côte, ont tendance à passer au rose. Sur le bord marginal en dehors de la cellule et sur la base de l'aile, nous trouvons trois bandes d'un gris clair. Les écailles grises sont mêlées à d'autres de couleur jaune et rose, mais elles prédominent sur les bandes et déterminent leur couleur. Nous apercevons aussi sur l'aile inférieure un mélange pareil d'écailles de différentes colorations; les jaunes sont les plus nombreuses, mais sur la partie médiane de l'aile, elles sont entremêlées avec des écailles grises et roses. Il me semble hors de doute que les écailles jaunes se transforment pendant la vie chrysalidaire en des écailles d'une autre couleur, qu'elles sont le point de départ de toutes les autres. La substance colorante qu'elles contiennent peut devenir orangée, rose et grise selon l'âge ou le rôle physiologique auquel les écailles sont destinées d'après leur disposition. J'ai vu que les écailles jaunes passaient par un coloris orangé au rose, et si nous portons une aile rose dans de la gélatine glycérinée, nous remarquons qu'en peu de temps les écailles roses redeviennent orangées ou jaunes et que la glycérine se colore en rose. D'un autre côté, j'ai pu observer que des écailles jaune clair se transformaient en écailles grises, phénomène qui se produit aussi pour les écailles roses, surtout au bord de l'aile, à la fin de la vie chrysalidaire. Il est à remarquer que l'évolution de la couleur dans une écaille marche de la pointe vers la base, et nous trouvons très souvent que les parties

extérieures ont atteint une coloration plus avancée tandis que les tiges sont encore jaunes. Les relations mentionnées font comprendre qu'il y a des parties sur l'aile où les différentes colorations se fondent en une couleur intermédiaire. Sur d'autres parties, toutes les écailles se transforment en gris et rose et les font alors ressortir sur le fond, en un dessin déterminé. De cette façon, nous voyons se former chez notre papillon, un nombre de bandes qui me paraissent correspondre aux bandes II, III, IV, V, VI, VIII, IX, X, XI, quoique leur identité avec les bandes du schéma ne soit pas facile à établir, parce que la forme des ailes très effilées modifie leur disposition. Comme nous l'avons déjà dit, la bande que je nommerai II se trouve sur le bord latéral. Elle commence dans l'angle apical et se prolonge, formant un ou deux zigzags, jusqu'au bord interne. III s'étend de la côte vers le bord interne, mais elle se fond déjà dans le premier quart de l'aile à IV, qui est réunie encore un peu plus tôt à V. VI est réduite à deux taches grises que l'on trouve sur le bord antérieur. Dans la cellule, nous apercevons une courte bandelette VIII et IX et une plus longue, X, qui se fond à une réunion d'écailles foncées qui se transformera plus tard en une onzième bande.

Sur l'aile inférieure, nous ne reconnaissons qu'une seule bande qui s'étend du bord antérieur au bord abdominal ; elle correspond à II. Sur le bord antérieur, il y a encore des fragments de bandes formées d'écailles roses qui correspondent à III, IV et V de l'aile supérieure. La partie basale et médiane est occupée par une réunion d'écailles minces et longues de couleur rose, orangée et grise.

Dans la figure 50, le dessin sur les deux ailes se rapproche davantage de celui de l'insecte parfait, mais les bandes ressortent encore distinctement du fond clair, qui s'obscurcit à mesure que le développement avance en effaçant le dessin de plus en plus. Toutes les bandes ont beaucoup augmenté de largeur, surtout II et les portions antérieures de III et de IV ; VI a été effacée par le fond devenant plus foncé. Une

onzième bande s'est séparée de X et sur l'extrémité basale de l'aile nous observons encore une douzième bande de la même largeur que VIII.

Sur l'aile postérieure, nous observons deux larges bandes, II et III. Des taches sur le bord antérieur de l'aile nous indiquent les bandes IV, V, VI et VII, qui ne se différencient pas dans leurs parties médianes et postérieures.

Sur le fond des deux ailes les écailles roses prédominent maintenant comme dans l'insecte parfait et, seule, une fusion plus complète des bandes distingue l'adulte de la chrysalide dans les derniers temps de son développement.

Une transformation pareille de bandes primaires en de larges bandes secondaires caractérise aussi l'évolution du dessin de *Smernithus tiliæ* L.

Hylophila prasinana. (Pl. XI, fig. 51-52.)

Si nous ouvrons la chrysalide à l'époque où les écailles sont formées, nous voyons des ailes de couleur blanc jaunâtre. Le coloris est un peu plus sombre à la partie médiane des ailes qu'à leur périphérie. Regardant l'aile supérieure à la lumière réfléchie, nous nous apercevons alors que sa surface n'est point uniforme. Nous voyons au contraire que deux bandelettes claires, parallèles, avec des contours jaune foncé traversent la partie marginale des ailes de l'angle apical au bord interne. Une troisième bande ayant la même direction se trouve dans la cellule et se prolonge de la costale au bord interne. Ces bandelettes et leurs bordures foncées font aussi plus tard partie essentielle du dessin de ce papillon. Elles correspondent dans leur disposition aux bandes qui caractérisent le dessin d'un *Deilephila porcellus* ou d'un *Smerinthus tiliæ*. En les rapportant au schéma, nous leur donnerons les numéros I, II, III, IV, VI, VIII et IX. Le dessin de l'insecte parfait est formé d'écailles vertes. Leur couleur est produite par un pigment qui donne dans l'alcool une solution jaune clair avec une superbe fluorescence verte. La

couleur verte du dessin apparaît tout premièrement sur les bandes qui bordent les bandelettes claires et plus tard, quand la couleur a gagné toute la surface de l'aile, ce sont toujours les bandes les premières colorées qui restent le plus foncé. Les écailles des bandelettes qui les séparent, au contraire, restent vert jaunâtre.

Sur l'aile inférieure, nous rencontrons originairement (fig. 51), deux bandes jaunes un peu plus foncées que le reste de la surface. Elles correspondent aux bandes II, III du schéma et s'effacent plus tard, à mesure que la couleur de la surface entière devient plus foncée. Cette disposition de bandes sur les ailes antérieures rapproche beaucoup le dessin de *H. prasinana* à celui des Sphingides et nous pouvons dire de même pour le dessin de *H. vernana*, une voisine de *H. prasinana* ; tandis que celui de *H. bicolorana* et de *H. clorana* nous présentent des types plus avancés.

Il est aussi intéressant de suivre l'évolution des couleurs chez ce papillon. Comme nous l'avons déjà dit, toutes les écailles sont d'abord de couleur jaune. Une petite partie conserve ce coloris, une autre devient rouge carmin et la plupart des écailles tournent au vert. Nous avons observé une métamorphose semblable dans l'évolution du *Deilephila porcellus*.

Lasiocampa potatoria L. (Pl. XI, fig. 53-54.)

A une époque peu avancée de leur développement, les ailes de *L. potatoria* sont couvertes d'écailles jaunes. La matière colorante est réunie en petits grains entre les lamelles des écailles qui, elles-mêmes sont, de plus, teintes d'une manière diffuse en jaune. La couleur des ailes est maintenant la même chez le mâle que chez la femelle. Un peu plus tard nous observons comme nous le voyons aussi chez *G. quercus*, que le bord marginal de l'aile et sa partie médiane deviennent plus foncés. Cet état est représenté en figure 53.

Le dessin définitif apparaît encore plus tard et ressemble,

dès qu'il a fait son début, beaucoup à celui de l'insecte parfait femelle.

Les bandes longitudinales que nous rencontrons maintenant au nombre de six à la surface de l'aile ne vont pas toutes d'un bord à l'autre. Elles correspondent aux bandes II, IV, V, VI, VIII. La seconde bande est très courte, elle commence avec IV sur l'angle apical de l'aile et aboutit dans le cinquième et sixième espace internervural. IV est caractérisée par une bandelette très claire qui la borde latéralement et qui la rapproche du dessin de *G. quercus* et aussi de celui de *G. neustria* (fig. 55-56), quoique la disposition de la bande chez ces derniers Papillons est un peu différente. Chez *L. potatoria* la bande IV part de l'angle apical de l'aile et traverse diagonalement toute la portion marginale en se fondant près de la cellule avec V, qui borde les nervures discocellulaires extérieurement. De l'autre côté des nervures nous apercevons VI formant une courte bandelette un peu arquée, en côtoyant les nervures qui ferment la cellule. La huitième bande se prolonge de la côte jusqu'au bord interne de l'aile et se rapproche ici des bandes V et VI. Ces dernières sont séparées l'une de l'autre par une tache blanche, absolument comme chez *G. quercus*.

Sur l'aile inférieure, le bord externe et la partie antérieure du bord marginal sont caractérisés par des écailles plus foncées et plus nombreuses que le reste, mais elles ne forment pas un dessin bien net. Les changements que la femelle du Papillon subit dans son dessin, après être arrivée à l'état représenté en figure 54, sont peu importants. Le fond des ailes reste jaune, et le dessin est formé par des écailles brun ou brun-jaune. Un petit changement se produit pour les bandes II et VIII qui forment chez l'insecte parfait un zigzag à dents peu aiguës. En outre, une neuvième bande apparaît à la base de l'aile et touche à VIII par une dent qu'elle forme au milieu de l'aile. La tache claire sur les nervures discocellulaires se divise ensuite en deux petites taches garnies d'écailles argentées. Chacune de ces taches

est cerclée d'écailles brunes dérivant des bandes V et VI. Sur l'aile inférieure, nous voyons que les écailles, plus foncées que le fond, sont maintenant disposées en deux bandes qui correspondent à II et à IV de l'aile antérieure. La distribution des écailles plus ou moins foncées est du reste celle que j'ai déjà décrite en figure 54.

Des transformations plus nombreuses et de plus haute importance se manifestent dans la dernière période de l'évolution chez le mâle de *Potatoria*. Le fond jaune clair ne se maintient qu'à bien peu de places, sur la partie basale dans la tache au-dessus des nervures discocellulaires et formant une bandelette entre III et IV. Quelques réunions d'écailles jaunes se trouvent encore sur les espaces internervuraux, près du bord marginal de l'aile entre la deuxième et la première bande, qui s'est formée nouvellement à l'extrémité de la marge. III est aussi nouvelle et parallèle à IV, elle occupe le bord externe de la bandelette jaune clair. Cette bande III se trouve aussi chez *G. quercus*, uniquement dans le dessin du mâle. Les bandes V et VI ressortent sur l'aile du mâle de *Potatoria*, moins distinctement que chez la femelle, tandis que nous observons ici une coloration bien plus foncée sur la côte et dans la cellule. L'aile inférieure a subi des changements analogues. Le tout est devenu plus obscur, et les écailles claires ne se trouvent que sur la base de l'aile. Les bandes sont effacées, à l'exception de IV. Chez les deux Papillons, le coloris des ailes inférieures est plus foncé que celui des supérieures, ce que nous observons aussi chez *G. quercus*.

Gastropacha quercus L. (Pl. XII, fig. 57-59.)

A la première apparition des écailles, les ailes de la chrysalide de *G. quercus* ont une teinte verdâtre, causée par le sang du Papillon qui remplit alors le « *lumen* » des ailes. Les écailles sont encore peu nombreuses et représentées par des petites vessies allongées et frangées à leur extrémité (fig. 57). Le dessin fait son début à une époque plus avancée.

Le fond de l'aile est devenu jaune clair, et les écailles, la cause de ce changement, sont remplies maintenant de petits grains blanc jaunâtre. Celles qui sont situées sur le bord marginal de l'aile et sur la partie médiane contiennent le plus de la substance colorée et font ressortir ces parties des ailes par un coloris plus foncé. Aussi plus tard, quand le dessin définitif apparaît (fig. 58), ce ne sont que la quantité variable des écailles et le degré d'intensité de leur coloris qui causent les différenciations à la surface de l'aile. En figure 58, ce qui nous frappe le plus, c'est une bande claire de couleur jaune, qui traverse l'aile antérieure en avant de la cellule. Cette bande est bordée de chaque côté par deux autres plus étroites, de couleur brun rougeâtre. Ce sont les bandes III et IV qui, avec V et VI, sont toujours celles qui ressortent le plus distinctement dans le dessin, parfois très monotone des *Bombycides*. A la même époque où les bandes apparaissent, nous observons une différenciation dans la coloration de la partie marginale et basale de l'aile antérieure. La portion basale est plus foncée que la marginale, surtout dans sa moitié antérieure.

Plus les ailes avancent dans leur développement, plus le contraste diminue.

En figure 59, les deux parties de l'aile supérieure sont colorées à peu près uniformément, et elles sont devenues si foncées que les bandes III et IV se trouvent complètement effacées. Nous ne distinguons que V et VI qui entourent parfois une tache triangulaire claire au-dessus des nervures discocellulaires. Le dessin dans l'aile inférieure se développe d'une façon analogue, mais il manque ici la tache à l'ouverture de la cellule, et les bandes foncées qui l'entourent.

Quand nous comparons chez le mâle les différents stades du développement du dessin avec son état définitif, et que nous mettons en face la même comparaison chez la femelle, nous nous apercevons que le mâle a atteint un plus haut degré de développement que la femelle. Les différences

observées dans le développement du dessin chez les deux sexes de ce Papillon, sont un exemple frappant de génépistase.

Platisamia cecropia. (Pl. XIII, fig. 60-63.)

Avant l'apparition des éléments colorés, les deux ailes du papillon sont d'un jaune clair qui semble être également réparti sur toute leur surface. Une différenciation nous frappe cependant, si nous observons les ailes à la lumière réfléchie. Sur le bord marginal de l'aile supérieure, nous voyons deux bandes diaphanes qui s'étendent parallèlement de l'angle apical à l'angle interne de l'aile. Dans l'aile inférieure, nous apercevons une seule bande diaphane, ressortant sur le fond opaque qui l'entoure. Dans les deux ailes, les nervures sont transparentes comme les bandes. L'apparition des bandes, prouve que les écailles qui couvrent alors la surface de l'aile, sont dans un état de développement différent ; et si nous les examinons de plus près, nous voyons que les écailles opaques contiennent des petits grains jaunes très pâles, et que les écailles transparentes sont complètement incolores. Dans la figure 61, les bandes transparentes s'effacent à mesure que les écailles qui les composent prennent la couleur de fond. Nous voyons en même temps apparaître en plusieurs places, des écailles rouges ou brun noir. Sur l'aile antérieure, ces commencements de dessin définitif occupent la place des bandes transparentes, une seconde réunion d'écailles de couleur rouge et brune, se trouve dans la cellule et la ferme à l'endroit des nervures discocellulaires qui ne se développent pas chez ce papillon. La bande sur le bord marginal présente dans sa portion antérieure des dents dont la pointe est tournée vers la base de l'aile. Dans la partie postérieure, la bande est représentée dans chaque espace internervural par une tache isolée. Au bord de la seconde et de la troisième branche de la sous-costale, nous trouvons des écailles rouges peu nombreuses. Dans le second espace, nous les voyons mêlées aux écailles

brunes de la bande marginale et dans le troisième espace, elles forment les bordures antérieures et internes d'une tache foncée, qui est limitée, vers la base de l'aile, par un arc jaune et brun, et vers le bord marginal, par la bande elle-même. Cette formation est le commencement de l'œil qui se trouve chez l'insecte parfait dans le troisième espace internervural. La pupille de cet œil, correspond aux taches isolées qui forment, comme nous venons de le décrire, la continuation de la bande, dans sa partie postérieure. La prunelle foncée est formée par des parties de la bande marginale et sa partie basale en forme de croissant brun, doit être vraisemblablement considérée comme un reste d'une seconde bande marginale. Le dessin qui se trouve à l'ouverture de la cellule, ressemble aussi au commencement, a un œil. Des écailles rouges sont disposées en sigma. La partie libre de la lettre est tournée vers le bord marginal et sa base est cerclée d'une ligne foncée. Chez l'insecte parfait, ce dessin prend la forme d'une tache à peu près ovoïde.

Sur l'aile inférieure, nous observons maintenant deux bandes transparentes qui sont séparées par une bande de couleur jaune. A l'ouverture de la cellule, nous trouvons un dessin semblable à celui de l'aile antérieure, mais le sigma est moins distinct. Le dessin de la surface inférieure des ailes est identique à celui de la surface supérieure. Dans la figure 62, les écailles rouges se sont répandues sur la plus grande partie de la bande marginale et sur l'angle apical de l'aile. Les écailles noires se sont concentrées sur les bords latéraux de l'œil et sur une ligne longitudinale étroite, la bordure de la partie rouge de la bande vers le bord marginal. Cette ligne apparaît dans le quatrième espace internervural comme une bande en zigzag assez large, qui se prolonge jusqu'au bord interne de l'aile.

Cette bande est occupée dans chaque espace internervural, par une réunion d'écailles de différentes grandeurs, brun foncé ou noires, qui sont identiques aux petites taches noires que nous observons à cette place en figure 61. La

pupille s'est presque fondue avec le croissant qui limitait sa partie intérieure. Les taches noires appartenant à la partie postérieure de la bande marginale sont cerclées également de brun et noir du côté qui est tourné vers la base de l'aile. Plus tard ces taches et leurs bordures se réuniront en une bande en zigzag. En dedans de la bande marginale qui paraît correspondre à la IIe et IIIe bande du schéma, nous trouvons un ruban de couleur jaune brun mêlé de noir. Ce ruban est bordé par une bandelette rouge, et il me semble évident que le ruban jaune ainsi que la bandelette rouge font encore partie de la bande III. Une bande étroite de la même couleur que le fond sépare le groupe formé par II et III de celui formé par IV, V et VI. Les trois dernières bandes sont plus courtes que II et III ; elles ne se prolongent que jusqu'à la sous-costale et sont réduites, vers le bord interne, à des lignes étroites. V et VI ferment la cellule et VII entoure la partie basale de la tache rouge et jaune qui formait le corps du sigma. La partie antérieure de VIII paraît être réunie à VII. La partie postérieure se prolonge de la nervure médiane au bord interne. Une tache noire près de la base de l'aile, dans l'espace 7, représente la Xe bande.

Dans l'aile inférieure, les bandes marginales sont séparées des médianes et des basales, par un espace étroit ayant la couleur du fond. I n'est représentée que par une seule rangée d'écailles noires ; une étroite bandelette de la couleur du fond la sépare de II, qui se compose, comme dans l'aile antérieure, de taches irrégulières qui tendent à se fondre en une bande en zigzag. La IIIe bande est représentée par une bande de couleur rouge mêlée d'écailles noires. Les bandes médianes et basales se sont fondues presque dans toute leur étendue, à l'exception de VI et de VII qui bordent l'œil. Les bandes basales ne sont pas encore développées dans leurs parties postérieures.

A l'époque suivante, figure 63, la fusion des bandes est devenue encore beaucoup plus étendue. La couleur du fond

n'est conservée que sur une bandelette étroite entre les deux groupes de bandes I, II, III et IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI. Ce dernier groupe n'est interrompu qu'une fois, et cela par la tache rouge placée à l'ouverture de la cellule. Sur la portion marginale de l'aile, la bande rouge qui faisait partie de III a diminué de largeur en même temps que les écailles noires y sont plus nombreuses. Ces dernières se sont aussi répandues sur la base et sur le bord marginal de l'aile où nous ne trouvions, tout d'abord, que les écailles du fond. Des transformations semblables se sont produites dans l'aile inférieure, mais la fusion des bandes marginales est moins parfaite quoique les bandes soient aussi plus larges qu'à l'époque précédente. L'espace de la même couleur que le fond qui sépare la bande III de IV a diminué de largeur parce que la bande IV et les écailles rouges bordant III dans sa partie proximale se sont étendues aux dépens de la bandelette de la couleur du fond. La réunion des bandes médianes et basales est aussi parfaite que dans l'aile, et comme là ce ne sont aussi que les nervures et la tache rouge à l'ouverture de la cellule qui coupent la surface unicolore.

Les différents stades de *Platysamia cecropia* sont un très bon exemple pour prouver que les dessins où la couleur foncée prédomine dérivent aussi d'un dessin originairement disposé en bandes longitudinales.

Drepana falcataria. L. (Pl. XIII, fig. 64-66.)

Le fond des ailes de *D. falcataria* est jaune clair au moment où les premières écailles apparaissent. Ces dernières sont au commencement peu nombreuses ; bientôt cependant nous voyons qu'elles augmentent de nombre à plusieurs places. A ce moment, le dessin fait son début. Des rangées longitudinales d'écailles, jusqu'alors gris jaune, deviennent plus foncées et délimitent les premières bandes, qui, au commencement de leur apparition, sont discontinues. Ces

changements se produisent d'abord seulement sur le bord marginal de l'aile et dans les environs des nervures disco-cellulaires. Dans la figure 64, nous comptons cinq bandes foncées de différentes longueurs. La bande qui se trouve sur l'extrémité du bord marginal est très courte et plus large et plus foncée dans sa partie antérieure. Il se compose de petites taches transversales disposées en rangées serrées et traversant les trois quarts de l'aile III, commence au bord interne et se continue jusque dans le troisième espace internervural où elle se joint à II. IV, traverse la surface entière de l'aile, n'étant interrompue qu'une fois dans le second et le troisième espace internervural. A droite et à gauche des nervures disco-cellulaires, nous trouvons les bandes V et VI. V commence au bord antérieur et se fond dans le cinquième espace avec IV. Une tache au bord interne située à proximité de VI correspond probablement à une VIIIe bande. Les écailles qui forment les bandes I, II et la portion médiane de V et VI sont de coloration plus foncée que toutes les autres, comme je l'ai fait ressortir dans le dessin. Les bandes sur l'aile inférieure sont moins foncées que celles de l'aile supérieure. Nous n'en comptons que quatre. La plus externe est représentés par II du schéma. Elle se compose, comme nous l'avons observé pour la même bande, dans l'aile antérieure, de petites taches transversales. Dans chaque espace, nous trouvons d'abord quatre taches. Une paire est située à l'extrémité des nervures, une seconde occupe une place un peu plus reculée à droite et à gauche de la bissectrice. Par la fusion des taches, nous obtenons donc une bande en zigzag. Les taches à côté de la bissectrice se réunissent les premières et celles à l'extrémité des nervures restent le plus longtemps séparées. La seconde bande que nous apercevons dans l'aile inférieure est identique à IV, les suivantes à V et VIII. Les trois dernières bandes ont leur origine le long des nervures transversales.

Dans les phases suivantes, les bandes n'augmentent pas seulement en nombre, elles deviennent aussi plus larges et

plus foncées. Dans la figure 65, nous voyons que I et II se prolongent jusqu'au bord interne et que la portion antérieure de III vient de se former parallèlement à la partie correspondante de II qui se recourbe vers la côte de l'aile. IV est maintenant une bande continue et se fond seulement avec V dans sa partie médiane. Les portions de V et de VI qui bordaient les nervures discocellulaires se sont transformées en une tache foncée. Une seconde tache plus petite se trouve au-dessus de la dernière et appartient aussi à V et VI. Une troisième réunion d'écailles foncées nous apparaît au point de bifurcation de la trachée traversant la cellule. La VIIe bande borde la nervure radiale pendant quelque temps, puis elle se recourbe vers la nervure médiane où elle aboutit au point où cette nervure se bifurque pour la première fois. A une époque plus avancée, VIII atteint le bord antérieur et se fond avec une tache qui y a apparu récemment. A la place des bandes IX, X, XI, nous apercevons sur la côte une tache transversale assez longue. Sur le bord interne de l'aile, IX est représentée par une rangée d'écailles foncées qui s'étend jusqu'à la nervure médiane.

Dans l'aile inférieure, la fusion des taches constituant la bande I a eu lieu. Les autres bandes sont devenues plus longues, et nous notons en outre l'apparition d'une neuvième bande.

A l'époque suivante (fig. 66), les bandes I à III sur l'angle apical se sont fondues. La bande IV est bifurquée dans sa portion antérieure et la branche qui s'est formée rencontre la Ve bande près de la côte. VIII et IX traversent la surface de l'aile d'un bord à l'autre. Du reste nous ne rencontrons point de formations nouvelles; seul le dessin s'assombrit. La couleur qui forme le dessin de *D. falcataria* ne diffère pas essentiellement de la couleur des écailles du fond de ce papillon. Nous trouvons au contraire tous les intermédiaires de nuance du brun noir au jaune clair. Les écailles sur l'angle apical et sur les nervures discocellulaires ont atteint leur plus haut degré d'évolution.

Les écailles sur les bandes dans l'aile inférieure restent aussi, dans l'insecte parfait, dans un état plus primitif que celles de l'aile supérieure.

Harpyia vinula L. (Pl. XIII, fig. 67-69.)

Les plus jeunes ailes de ce papillon que j'ai eues à ma disposition étaient jaune clair. Cependant on voyait que les écailles encore transparentes ne pouvaient être la cause de cette coloration, qui paraît le plus intense au bord antérieur, caractérisé par de fortes nervures. La substance colorante se trouvait alors dans les membranes de l'aile et augmentait d'intensité partout où celles-ci devenaient plus épaisses. Peu de jours après, les premières écailles grises font leur apparition et forment des taches ou bien des bandes qui, comme nous l'observons surtout au bord marginal, peuvent être disposées en zigzag. Les bandes en zigzag qui apparaissent sur le bord marginal au nombre de deux ne sont pas continues. Les dents qui les forment et dont la pointe est dirigée vers la base de l'aile sont séparées par les nervures, et par leur sommet passe la bissectrice de l'espace internervural. A l'extérieur du zigzag, nous trouvons dans chaque espace deux taches foncées. Celles qui se trouvent dans le même espace sont toujours mises en rapport entre elles par une rangée d'écailles grises située sur la bissectrice. Dans l'espace VIII la bissectrice est représentée par une trachée qui se réduit chez le papillon. Vers la partie basale de l'aile, les écailles gris brun sont arrangées en quatre bandes longitudinales étroites. Une autre réunion d'écailles foncées est située sur les nervures discocellulaires.

Sur l'aile inférieure, les écailles grises sont moins nombreuses.

Au bord marginal, nous trouvons dans les espaces internervuraux des petites taches grises situées à l'extrémité des bissectrices.

Dans les espaces internervuraux 4 et 6 qui sont par-

tagés en deux par une trachée, les taches sont doublées. Elles se trouvent de nouveau à l'extrémité des bissectrices.

Quelques écailles grises se trouvent sur les nervures de l'aile et sur les trachées, elles suivent la bissectrice du huitième espace comme il est représenté dans la figure 68. Ce dessin primaire ressemble sous plusieurs rapports au dessin du papillon de *Harpya erminea*, quoique, chez ce dernier, la bande en zigzag la plus externe soit continue, ce qui n'est pas encore le cas chez *H. vinula*. Les zigzags, au dedans de cette première bande, forment aussi chez *erminea* une rangée discontinue et la manière dont les taches sont distribuées sur les deux ailes augmente encore la similitude du dessin des deux insectes. Il est donc vraisemblable que *H. erminea* représente une espèce arrêtée à un point de son évolution, qui, chez *H. vinula*, ne forme qu'un état passager du développement. *H. vinula* représenterait donc un type plus avancé que *H. erminea*. En figure 69, le dessin a subi des changements qui l'éloignent de celui de *erminea* et le rapprochent de celui de l'animal parfait. Les trachées et les nervures sont abondamment fournies d'écailles gris noir et les bandes ont tellement augmenté de largeur que, sur la partie basale de l'aile, leur fusion est préparée. Les zigzags sur le bord marginal de l'aile sont à peu près continus et les rangées d'écailles sur la bissectrice des espaces internervuraux qui commençaient à réunir les taches, sont devenues plus distinctes. Les cinq bandes sur la base de l'aile antérieure qui commencent à se fondre correspondent aux bandes XI, X, IX et VIII du schéma. La fusion de ces bandes devient parfaite, dans le dessin du papillon ; une modification qui, également se trouve, mais mieux développée, chez les espèces voisines *H. bifida*, *furcula et bicuspis*. La bande VII est marquée par deux taches sur la côte. VI borde les nervures discocellulaires en dedans, V commence au bord antérieur, borde les nervures discocellulaires vers l'extérieur et se prolonge vers le bord interne par une bande en zigzag. III et IV sont représentées par les bandes en zigzag sur le bord

marginal et les deux rangées de taches situées encore plus distalement correspondent aux bandes II et I.

Sur l'aile inférieure, nous observons, outre les éléments du dessin de l'époque précédente, des écailles gris jaune bordant les nervures. Chez l'insecte parfait, les écailles grises se répandent sur toute la surface de l'aile, mais leur couleur reste toujours plus claire que celle des écailles dans l'aile supérieure.

Notodonta tremula Cl. (Pl. XIV, fig. 70-71.)

Le dessin du Papillon se compose de deux stries brun noir qui forment des lignes parallèles aux nervures. L'antérieure commence à la base du troisième espace internervural et aboutit à l'angle apical de l'aile. La postérieure s'étend de la base de l'aile au bord marginal et occupe à peu près tout l'espace 7, une petite partie de l'espace 6, et forme une tache triangulaire au bout de l'espace 4.

Comme un dessin tranversal (suivant la nomenclature de Eimer) est très rare chez les Papillons, il est intéressant de connaître son évolution et nous demanderons si ce dessin est, dès son début, un dessin transversal ou s'il fait suite à un dessin primitivement longitudinal? L'évolution de *Drepana falcataria* nous montre qu'une transformation pareille n'est pas impossible. Nous avons vu chez ce Papillon qu'une bande d'abord parallèle à l'axe du corps formait avec lui, à la fin du développement un angle d'environ 45°. Aussi la réunion des bandes longitudinales qui a lieu chez *Vanessa urticæ*, si des températures basses agissent sur la chrysalide, a pour résultat l'apparition de bandes transversales.

L'hypothèse que le dessin de *N. tremula* dérive d'un dessin longitudinal semble aussi confirmée par les différents stades intermédiaires que nous présentent les Papillons d'espèces voisines. Chez *N. ziczac*, nous trouvons, par exemple, que les parties antérieures des bandes III, IV et V se sont fondues, ce qui rappelle la partie externe de la bande antérieure de *tremula*. Dans le dessin de *Hypo-*

campa Milhauseri, nous trouvons sur l'aile quatre taches foncées. Les antérieures correspondent en partie à la bande antérieure de *tremula*, les postérieures à la bande postérieure du même Papillon. Ces deux paires de taches se trouvent réunies par deux bandes longitudinales chez *N. chaonia*. Il ne nous manque donc que des indications que l'évolution ontogénétique du Papillon seule peut nous donner pour mettre hors de doute la nature du dessin transversal de *N. tremula*. En effet, la disposition des éléments colorés de la figure 70 me semble confirmer la conclusion que nous impose l'examen du dessin chez plusieurs espèces voisines. Au fond des deux premiers espaces internervuraux, nous trouvons une paire de taches transversales grises. Ces deux taches, maintenant séparées, font plus tard partie de la bande transversale près de la côte du Papillon. Une réunion d'écailles moins étendue se trouve au milieu de l'espace internervural 6, qui sera effacée plus tard par les écailles du fond. La bande transversale postérieure se compose aussi de deux parties qui sont en rapport par une rangée très mince d'écailles grises. Elles bordent la trachée divisant cet espace 8 en deux parties à peu près égales et sont de différente couleur. La portion proximale a un ton gris jaune, la distale est grise.

Nous voyons que la partie distale se prolonge par une tache allongée dans les deux espaces internervuraux voisins. La partie proximale est en connexion avec une rangée d'écailles grises qui forment un dessin longitudinal dans la cellule.

Les deux taches qui, d'abord, formaient le dessin du bord interne, se sont fondues. L'une d'elles s'est élargie vers le bord externe. Les taches sur la côte ont augmenté de dimension, mais elles sont encore distinctes l'une de l'autre. Nous observons maintenant aussi sur la nervure costale et sur le bord marginal, des écailles foncées indiquant la première bande. Plus *N. tremula* se développe, plus les caractères du dessin deviennent uniformes et l'évolution du des-

sin nous montre que les éléments transversaux se composent originairement de taches qui, à un certain moment du développement, sont en connexion avec des dessins longitudinaux. Une disposition des éléments du dessin dans le sens longitudinal peut donc se trouver chez *N. tremula*, mais, pour nous en rendre compte, il nous faut remonter à une époque assez peu avancée du développement. Pour nous résumer, disons donc que le dessin de *N. tremula* a subi tout une série de modifications pour arriver à son état définitif, et nous voyons que les stades qu'il parcourt sont des intermédiaires entre le dessin de l'animal parfait et celui des espèces parentes.

Gonophora derasa L. (Pl. XIV, fig. 72-73.)

La première différenciation qui nous apparaît dans l'aile de la chrysalide consiste en quelques taches formées d'écailles opaques. Ce sont les éléments du dessin qui restent blancs chez les Papillons. Toutes les autres écailles sont encore transparentes à cette époque. Une de ces taches se trouve sur la pointe de l'aile, une autre au premier tiers de la côte et deux bandes situées près de la base de l'aile complètent le dessin primitif. Les taches opaques sur la marge antérieure de l'aile nous rappellent les taches rouges qui sont situées d'une façon analogue chez *Thyatira batis*. Dans l'aile inférieure, nous apercevons que les bordures des nervures sur la marge latérale sont plus foncées que le fond, une observation qu'on peut faire à cette époque chez beaucoup de Papillons hétérocères. Peu à peu, les bandes foncées du dessin apparaissent.

Sur l'aile supérieure, en figure 73, nous en comptons déjà seize, dont quelques-unes sont décomposées en taches. Trois de ces bandes étroites se trouvent sur la base, cinq dans la cellule, six à la région centrale et deux dans la région externe de la partie distale de l'aile. Suivant leur disposition, les bandes peuvent être rapportées au schéma de la

manière suivante : bande 16 = XI ; 15 = X ; 14-11 = IX-VII ; 10 = VI ; 9 = V ; 8-4 = IV ; 3 = III ; 2 = II ; 1 = I. Les bandes étroites composant la bande IV sont disposées en zigzags à angle aigu. Dans l'image, les bandes se fondent plus ou moins complètement et ne diffèrent que très peu de la couleur du fond de l'aile, qui devient de plus en plus foncée. Là où le zigzag se laisse encore distinguer, nous voyons ses dents arrangées de manière que leurs pointes se trouvent partout sur les nervures ou bien sur la bissectrice des cellules latérales.

Thyatira batis L. (Pl. XIV, fig. 74-77).

Quand nous ouvrons la chrysalide de ce Papillon à une époque pas trop avancée de son développement, nous apercevons sur l'aile supérieure trois taches orangées. L'une d'elles est située sur la pointe de l'aile, la seconde sur le bord antérieur, en dedans de la première, et la troisième dans l'angle interne.

Le fond de l'aile est de couleur jaune, et les écailles sur la partie médiane sont d'un ton plus brillant que celles qui se trouvent sur la base et sur le bord marginal. La partie plus brillamment colorée est indiquée dans la figure par un ton plus foncé. Des écailles jaunes se trouvent aussi au milieu de la tache orangée du bord postérieur. Les écailles rouge orangé sont disposées suivant une courbe ouverte vers le bord latéral et entourant la tache jaune. En considérant des ailes encore plus jeunes, j'ai eu l'impression que, à une époque moins avancée du développement, à la place des écailles rouges se trouvent des écailles jaunes, et que ce sont ces mêmes écailles qui subissent le changement de couleur. La plupart des écailles jaunes de l'aile se transforment d'ailleurs en brun ou brun noir, sans passer par le stade rouge. Le changement de couleur ne se produit pas non plus à la même époque sur toute la surface de l'aile ; c'est au contraire un phénomène qui s'étend progressivement de la base de l'aile à son bord marginal. L'évolution

de la couleur atteint en premier lieu les bords des taches plus foncées que l'on rencontre sur l'aile supérieure. Nous voyons donc que plus ce changement gagne du terrain, plus se forment des bandes longitudinales de différente largeur. La disposition et le nombre des bandes primaires ressemble au dessin de la chrysalide de *Gonophora derasa*, surtout sur la partie médiane de l'aile.

Les bandes primaires, sur la partie latérale, qui se réunissent plus tard pour former les bandes IV, sont, chez *Th. batis*, moins nombreuses que chez *G. derasa*. En comparant le dessin de *Th. batis* à celui de *P. podalirius*, nous voyons sur la base, la portion antérieure de IX et la partie postérieure de X, se rencontrant sur la nervure médiane et formant une seule bande en forme de S. Dans la cellule, la huitième bande est la plus foncée et la plus longue ; elle se compose, comme nous le verrons chez *G. derasa*, de trois raies noires, dont la proximale est la plus large. La seconde raie est courte et ne traverse pas la cellule, elle se réunit de bonne heure avec la première. IV, V, VI, sont représentées par des bandes très étroites qui se prolongent de la côte jusqu'au milieu de la cellule. En figure 75, elles ne sont pas encore formées. En dehors de la cellule, nous voyons le bout antérieur de IV. Si nous reconstruisons cette bande dans sa partie postérieure, nous la voyons aboutir au bout d'une courte bande en zigzag, qui représente la portion postérieure d'une bande dont l'extrémité antérieure paraît avoir disparu.

Il est vraisemblable que ce fragment de bande est la partie postérieure de IV et que la portion médiane a été supprimée. Plus tard, le bout postérieur de IV se joint à III, que nous observons en tache triangulaire sur la côte de l'aile, où elle s'étend en une rangée d'écailles noires vers le bord postérieur, en bordant la tache orangée. La bande II aussi se fond avec III et sur le bord marginal, la première bande est seule bien distincte. Elle se compose de petits fragments en forme d'arc (fig, 76), qui, plus tard, se fondent en une

bande en zigzag (fig. 77). L'augmentation en écailles noires commence dans l'entourage des bandes et se répand sur toute la surface médiane de l'aile et finalement, amène la fusion de IX et IV et de toutes les bandes intermédiaires. Les taches foncées formées de ce procédé sont bordées d'écailles blanches, comme nous l'observons aussi chez *G. derasa.*

Il est intéressant de suivre les transformations qui se produisent dans l'évolution de la tache rouge orange sur l'angle interne de l'aile. J'ai décrit plus haut l'aspect primaire que cette tache nous offrait : un centre jaune bordé de rouge, plus tard (fig. 76) cerclé de noir. Dans la même figure nous observons une petite tache rouge en avant de la grande, et une seconde dans l'espace internervural voisin, qui elles aussi, sont centrées de jaune et bordées de noir. La bordure est formée par un des arcs de la première bande. III joue vis-à-vis de la grande tache le même rôle que I vis-à-vis de la petite. La petite tache, à une certaine époque, se fond avec la grande tache, mais il est probable que la réunion d'écailles foncées que nous observons alors au centre de cette dernière, est le reste de la bande I qui cerclait la petite tache. L'évolution nous montre donc que la tache rouge sur l'angle interne de l'aile supérieure chez *Th. batis* est, dans son aspect primaire, une formation analogue (mais de plus grande dimension et reculée dans le fond de l'aile) aux taches que nous observons sur le bord marginal de nombreuses espèces. Dans ce cas, les taches sont bordées par des fragments de la première bande.

Le dessin de l'aile inférieure se développe à une époque plus avancée. Dans la figure 74 et 75, les ailes sont encore à peu près transparentes ; Dans la figure 76, les nervures sont bordées d'écailles un peu plus foncées que le fond, et à la dernière époque de la vie chrysalidaire, nous apercevons deux bandes, dont l'une est identique à V et l'autre formée de la réunion de IV et III. Ce dessin de l'aile inférieure se rapproche, jusqu'à l'identité, de celui des *Cymatophora* et *Asphalia* et de *Gonophora.*

En récapitulant les changements qui se succèdent dans l'évolution du dessin de *Th. batis*, nous pouvons dire que le papillon est caractérisé par la formation d'un assez grand nombre de bandes étroites primaires qui ont une tendance à s'élargir et à produire une coloration uniforme.

Nous voyons des changements analogues se produire dans le dessin de *G. derasa* pendant la période chrysalidaire mais ils n'atteignent pas un degré aussi avancé que chez *Thyatira batis*.

Zonosoma linearia Hb. (Pl. XV, fig. 79).

Le dessin de la chrysalide ne diffère, à l'époque représentée dans la figure 79, que très peu de celui du papillon parfait. Les bandes qui composent le dessin sur les deux ailes sont de couleur brun jaunâtre et ressortent, par leur ton plus foncé, sur le fond de l'aile, où les écailles jaunes prédominent. Les bandes qui n'ont pas encore atteint leur longueur définitive correspondent, dans l'aile supérieure, aux bandes I, III, V, VIII et IX du schéma; dans l'aile inférieure, aux bandes I, III, V, VI, VII ou VIII. Les changements qui se produisent jusqu'à l'éclosion du papillon concernent surtout la longueur des bandes et le ton de leur couleur.

Rumia luteolata L. (Pl. XV, fig. 78).

Je n'ai pu observer que des chrysalides d'un développement bien avancé. Le dessin avait, comme dans l'espèce précédente, à peu près l'apparence du dessin de l'insecte parfait. La place des bandes est cependant, à cette époque, un peu différente de celle qu'elles auront plus tard. Nous observons cinq bandes de différente longueur. Me rapportant au schéma, c'est la bande III qui est la plus longue. Elle semble se bifurquer au fond de la cellule qui est formée par les branches III et IV de la sous-costale, et sa partie antérieure se prolonge jusqu'à l'angle apical de l'aile. Le dessin du papillon fait cependant supposer que la partie antérieure

de III est un fragment d'une deuxième bande dont le reste apparaît plus tard, sans se réunir plus loin avec la bande III. La partie postérieure de III se termine tout près de V, dans le huitième espace internervural. Dans l'insecte parfait, l'extrémité postérieure de la bande est réduite et il ne reste que sa partie antérieure. VI, dans le dessin de la chrysalide, ne dépasse pas non plus la cellule. VIII, IX et X sont mieux développées à la côte de l'aile que sur le bord interne, ce qui, du reste, est aussi le cas pour les autres bandes et devient encore plus évident dans le dessin du papillon.

Sur l'aile inférieure, nous trouvons III, une trace de V et de VI. Les parties postérieures des bandes sur l'aile supérieure ainsi que sur l'aile inférieure, se composent de petites taches oblongues, séparées l'une de l'autre par les bissectrices des espaces internervuraux et par les nervures. Plus tard ces taches se réunissent et donnent lieu à un petit zigzag continu. La couleur du fond de l'aile est d'un jaune serin brillant, pendant que les écailles qui forment le dessin sont brun jaunâtre. *R. luteolata* ne me semble pas être une forme très primitive. La réduction de la partie postérieure de la cinquième bande nous fait voir le commencement d'une métamorphose régressive qui finit par des formes semblables à *Elicrinia cordiaria* Hb.

Abraxas grossulariata L. (Pl. XV, fig. 80-81).

Pendant que le dessin des ailes de ce papilon se compose de rangées de taches et très souvent aussi de larges bandes secondaires formées de leur union, nous sommes étonnés de voir que le dessin, sur l'aile de la chrysalide, est disposé tout d'abord en bandes longitudinales étroites. Dans la plus jeune phase du développement que j'ai pu observer (fig. 80), nous trouvons sur l'aile supérieure trois bandes étroites correspondant à VI, V et IV du schéma et deux rangées de taches qui remplacent III et I. VI, V et IV sont coupées par les nervures de l'aile. Les taches qui composent les rangées I et III ne se trouvent

pas, comme nous le voyons très souvent, au bord des nervures ; elles occupent ici le milieu des cellules latérales. Dans l'aile inférieure, les éléments du dessin sont moins abondants. Au bord de l'aile, nous voyons au milieu des espaces internervuraux 5, 7, 8, une tache grise. Deux autres taches, à peu près de la même grandeur et formées d'écailles foncées, se trouvent dans les espaces 6 et 9, de chaque côté de la bissectrice. Une seconde rangée, beaucoup plus courte, de taches semblables, est située en dehors de la cellule ; ses éléments sont disposés de manière qu'ils bordent les branches de la médiane et la radiale de chaque côté. Une petite tache isolée est située dans le septième espace entre les rangées de taches mentionnées ; une seconde paire se trouve dans l'angle formé par la sous-costale et les nervures discocellulaires, des deux côtés de ces dernières, et une troisième tache occupe le bord antérieur, non loin de la place où la costale se termine.

Dans l'état de développement suivant, les écailles grisâtres apparaissent aussi sur la base de l'aile supérieure, formant quatre bandes étroites. En les rapportant au schéma, elles correspondent aux bandes VIII, IX, X et XI. Nous observons en même temps que les bandes qui, dans l'époque précédente, faisaient l'impression d'être continues, se décomposent en rangées de taches. Des écailles de couleur plus foncée se développent sur les portions internervurales de ces bandes et y dessinent des anneaux qui ressortent sur un fond plus clair, non encore différencié. Vers le bord antérieur, les bandes transformées de la manière décrite, se prolongent en formant des lignes étroites. Dans l'insecte parfait, les rangées de taches se réunissent de nouveau en bandes plus larges que les primaires. Dans l'aile inférieure, les taches grises sont devenues, chez le Papillon, plus nombreuses que chez la chrysalide. La transformation des bandes en rangées de taches et puis en bandes plus larges, comme nous l'observons dans l'aile supérieure, est un phénomène très intéressant pour deux raisons :

Eimer avait trouvé une succession semblable dans la phylogenèse du dessin de différentes espèces de Papillons ; de plus, les expériences faites par *C. Frings*, chez *A. grossulariata* lui même, ont donné des papillons chez lesquels les bandes s'étaient décomposées en rangées de taches (action des températures basses sur la chrysalide). En même temps, elles diminuaient en nombre sur l'aile inférieure. L'évolution ontogénétique du dessin nous fait comprendre le phénomène résultant de cette expérience comme un effet de génépistase, comme un arrêt de l'évolution.

Eupithecia tamarisciata Frr. (Pl. XV, fig. 82-83).

L'évolution du dessin de *E. tamarisciata* est peu compliquée.

Toutes les écailles sont d'abord brun jaunâtre. Bientôt, cependant, nous observons que quelques-unes deviennent plus foncées et sont toujours disposées en rangées longitudinales. A mesure que ce changement de couleur gagne du terrain, nous voyons donc apparaître des bandes longitudinales qui, au commencement se montrent plus distinctes sur le bord antérieur de l'aile.

Sur l'aile supérieure en figure 82, nous comptons cinq bandes faciles à distinguer dans leurs parties antérieures ; sur l'aile inférieure, nous n'en voyons que trois. Celles de l'aile supérieure répondent, dans leur disposition, aux bandes VI, VII, VIII, IX et X du schéma ; elles sont toutes situées sur la partie proximale de l'aile. Sur l'aile inférieure, au contraire, ce sont les bandes sur la partie distale qui apparaissent les premières. La figure 83 représente une paire d'ailes déjà bien avancées dans leur développement. Les bandes qui composent le dessin ont augmenté de nombre et s'étendent presque toutes du bord antérieur de l'aile au bord interne. Les écailles, sur les bandes, ont changé de couleur, elles paraissent, du moins celles qui se trouvent sur I et sur les parties antérieures de VII, VIII et X, grises ou brun noir.

Outre les bandes VII-X, nous voyons, sur la base de l'aile supérieure, encore une neuvième bande qui se bifurque dans sa partie postérieure. Les bandes V et VI bordent les nervures discocellulaires et se fondent avec IV. V est bifurquée dans sa partie antérieure. Sur le bord latéral, nous observons encore trois bandes, III, II et I. Sur l'aile inférieure, nous ne voyons que sept bandes : I, III, IV, V, VI, VIII et IX. Sur les ailes de l'insecte parfait, les bandes diminuent de nombre, parce que l'accroissement des écailles brun-noir est si grand qu'une partie des bandes primaires se fondent entre elles. Nous observons le plus souvent cinq rubans longitudinaux formés par la réunion de plusieurs bandes de la chrysalide.

Conclusions tirées de l'étude du développement du dessin.

Après avoir examiné l'évolution du dessin d'un certain nombre de Papillons appartenant à divers espèces, genres et ordres, nous pouvons enfin tenter de résoudre les questions que nous nous étions posées au début des recherches destinées à former la première partie de ce mémoire. Tout d'abord, pourrons-nous, en résumant les faits que nous apporte l'étude de l'ontogenèse du dessin, en déduire que son évolution et celle des couleurs, est gouvernée par *des lois générales*, lois qui se manifesteraient aussi bien dans le développement d'un individu que dans la phylogenèse des espèces, des genres et des ordres? Ensuite, nous chercherons si ces lois sont les mêmes que celles qui ont été trouvées par *Eimer*, en considérant la phylogenèse des Papillons.

Enfin, il nous faudra examiner nos résultats *au point de vue systématique*. Autre question : la forme la plus primitive du dessin se rencontre-t-elle chez les Papillons qui, pour d'autres raisons, avaient été jusqu'ici considérés comme représentant les types les plus anciens? L'examen de la valeur systématique du dessin sera mieux à sa place à la fin de la troisième partie de ce mémoire.

Nous pouvons dire, après avoir étudié les groupes les plus différents, qu'une *coloration jaune clair* et parfois tirant sur le vert plus ou moins uniforme, précède l'apparition du dessin sur les deux surfaces des ailes. Cette coloration est causée par un pigment granuleux dans les cellules formant l'épithélium des ailes, et surtout dans les cellules génératrices des écailles. Parfois une coloration diffuse des lamelles des ailes et de la base des écailles contribue à augmenter l'intensité de ce coloris. Les écailles sont, à cette époque, incolores et transparentes, mais dès que leur développement avance, elles commencent à se colorer en jaune. Chez les formes qui, jusqu'à présent, ont été regardées comme plus primitives, chez les *Géométrides, toutes les écailles se colorent en jaune* avant que le dessin n'apparaisse. Mais la même chose se produit chez *Papilio podalirius*, quoi qu'il appartienne au groupe le plus élevé ; nous trouvons une évolution semblable chez les Bombycides (*Hylophila*, *Gastropacha*, *Drepana*, *Gonophora*) et ce ne sont que les *Thais* et les *Vanesses*, *Argynnis paphia*, *Sphinx porcellus* et quelques *Bombycides* chez lesquels les écailles qui, plus tard, sont destinées à former le dessin foncé suivent un autre mode de développement.

Chez les *Géométrides* et quelques *Bombycides*, où les écailles du dessin passent par l'état jaune, *la couleur du dessin résulte d'un assombrissement de la couleur primaire.* Les bandes apparaissent d'abord en couleur jaune foncé, et à mesure que le développement de la chrysalide avance, elles deviennent brunâtres ou noirâtres. Ce changement de couleur se produit chez les *Géométrides* relativement lentement, ce qui nous facilite l'étude de ce phénomène dans tous ses détails.

Nous nous apercevons alors que le coloris le plus foncé se trouve toujours à la pointe des écailles, et qu'il ne gagne que peu à peu les parties médianes et basales. Chez *P. podalirius*, au contraire, les écailles du dessin, tout d'abord jaunes, ne passent pas d'une manière apparente par le brun ;

elles tournent tout de suite au gris et au noir. *Les stades intermédiaires sont, en tous les cas, de courte durée* (tachygenèse). Dans un autre groupe de Papillons, et, comme je viens de le dire, surtout chez les *Vanesses* et les *Thais*, les écailles qui forment le dessin ont un mode de développement particulier. *Elles se montrent plus tard que celles qui présentent la couleur du fond et restent incolorées et transparentes, pendant que les autres atteignent leur coloris définitif.* Ce n'est que vers la fin de la vie chrysalidaire que les écailles du dessin parviennent à leur forme, leur grandeur et leur couleur définitives, et c'est ici que les écailles tournent de suite, sans même passer par un ton intermédiaire jaune, au gris ou au noir; leur développement est donc encore plus abrégé que nous ne l'avons vu chez *P. podalirius.*

Chez les Papillons où le dessin se compose de plusieurs couleurs, et où les écailles originairement jaunes se transforment toutes ou en partie en écailles rouges, orangées, rouge brun ou carmin, *les coloris plus clairs précèdent les plus foncés*, et c'est pour les écailles rouges comme pour les noires que les tons plus foncés apparaissent premièrement à la pointe et s'étendent plus ou moins rapidement vers la base des écailles. La présence de telle ou telle couleur sur l'aile du Papillon peut donc nous servir à juger du degré de développement des écailles. Si toutes les écailles atteignaient le même degré de développement, il se formerait des ailes unicolores. *L'aspect bigarré que les ailes de Lépidoptères nous offrent le plus souvent, est l'effet d'un développement inégal* (hétérépistase). C'est l'opinion que Eimer a soutenue dans son « *Orthogenesis der Schmetterlinge.* »

Pour ce qui concerne la disposition du dessin, nous voyons que chez toutes les formes étudiées, les éléments du dessin sont originairement distribués sur l'aile en *bandes, taches ou en zigzags longitudinaux.* Des bandelettes plus ou moins étroites se prolongeant d'un bord de l'aile à l'autre sont surtout caractéristiques pour les dessins chrysalidaires des *Géométrides.* Des bandes plus larges apparaissent dans

la chrysalide de *Gastropacha*, *Thyatira*, *Hylophila*, *Sphinx*, *Saturnia*, *Thais* et de *P. podalirius*. Chez *Thais polyxena*, *P. machaon*, les *Vanesses*, chez *Limenitis sibylla*, *Argynnis paphia*, les bandes sont réduites, dès leur début, à de courts fragments. Nous observons exclusivement des bandes disposées en zigzag chez *Harpyia vinula*, *Gonophora derasa* et *Drepana falcataria* et il est intéressant de noter que cette disposition devient de plus en plus apparente à mesure que le développement de l'aile avance. Une disposition du dessin primitif en taches se rencontre chez *Argymnis paphia* surtout dans l'aile supérieure. Sur l'aile inférieure le dessin commence par des bandes qui se décomposent en rangées de taches, à une époque plus avancée du développement. Une transformation analogue de bandes continues en rangées de taches s'observe aussi chez *Abraxas grossulariata*.

Chez tous les papillons que nous venons d'étudier au point de vue du développement de leur dessin, *les bandelettes primitives tendent à s'élargir*, *à se fondre*, et il en résulte des dessins caractérisés par de *larges bandes* (*Eimer* les a nommées : *Bandbinden*) comme nous les observons chez les *Papilio*, les *Vanesses*, les *Sphinx* et les *Bombycides* et aussi parmi les *Géométrides*. Quand le développement s'achève dans cette direction, il mène à des formes unicolores, comme nous en rencontrons particulièrement dans le grand groupe des *Bombycides*.

Le plus grand nombre de bandes a été trouvé chez *Gonophora derasa* : seize ; vient ensuite *Eupithecia tamarisciata*, avec onze ; le plus petit chez *Gastropacha neustria*, *G. potatoria*, *Hylophila prassinana* et *Thecla quercus* ♀ : deux, une.

Les bandes qui apparaissent dans le dessin offrent cette particularité *d'être groupées d'une façon tout à fait précise*. C'est-à dire qu'elles sont localisées en certaines régions de l'aile et y varient très peu en disposition, si leur cours primitif n'est pas altéré par des fusions secondaires, ce qui peut avoir lieu, comme nous le voyons pour la bande III de *Drepana falcataria* qui, à la fin de son développement, se relie à

II. Je crois que le dessin particulier des Papillons-feuilles s'explique par une évolution analogue.

La disposition des bandes est bien définie, d'un côté, *par leurs relations avec les différentes régions de l'aile*, de l'autre, par *leur rapport avec le réseau des nervures et des trachées.*

Nous trouvons, en examinant le dessin primitif de tous les papillons, que des différenciations colorées à la surface des ailes, apparaissent de préférence sur les nervures transversales, aux bifurcations de nervures et de trachées, et à leurs terminaisons. Dans la région du bord marginal de l'aile, qui s'étend de l'ouverture de la cellule à l'extrémité du bord marginal, nous trouvons les bandes I-V du schéma. I, II, III, sont situées sur la partie latérale de cette région ; IV et V sur sa partie basale. Au dedans de la cellule se trouvent les bandes VI-X, sur la base de l'aile XI et XII

La bande I, longe partout le bord marginal de l'aile. Parfois elle est divisée en deux bandelettes parallèles qui bordent les trachées à l'extrémité des espaces internervuraux. Elle n'apparaît pas toujours de bonne heure et varie beauconp de forme. Ou bien elle se compose de simples rangées d'écailles longitudinales (*Eupithecia tamarisciata*) ou bien, elle forme une rangée de taches dont chacune se trouve sur la bissectrice de l'espace internervural auquel elle appartient (*Abraxas grossulariata*) ; elle peut encore se décomposer dès son début en taches symétriques, par rapport à la bissectrice (*Argynnis paphia*, *Gonophora derasa*) et enfin, nous la trouvons composée de lunules qui s'étendent d'un bout d'une nervure au bout de la voisine (*Thyatira batis*). En ce qui concerne sa largeur, la bande I n'est pas moins variable. Nous observons tous les intermédiaires entre une bandelette étroite et une bande occupant tout le bord marginal.

La bande II, parallèle à I, offre les mêmes caractères que cette dernière, et nous observons très souvent une fusion de ces deux bandes (*Sphinx*).

III, fréquemment, part du fond du second espace interner-

vural, cependant nous ne trouvons pas toujours une relation pareille ; de même II n'est pas toujours issu d'une bifurcation de la troisième branche de la sous-costale, comme c'est le cas chez *Drepana falcataria*. Je ne trouve aucun papillon chez lequel la bande III fasse défaut ; dans le dessin de la chrysalide, elle est même très souvent plus distincte que les autres bandes. A son début, elle est plus souvent formée de rangées d'écailles longitudinales que de taches. Elle se continue généralement d'un bord à l'autre et se fond à II et à IV ; la fusion de II avec III est pourtant plus fréquente que sa réunion avec IV. Si la bande III se fond dans toute sa longueur aux bandes I et II, il en résulte un large ruban foncé que Eimer a appelé : *dunkles Aussenfeld*. Si la fusion n'a lieu que dans sa partie antérieure, nous rencontrons des dessins comme ceux de *D. falcataria* et des *Calimas*.

Un autre groupement de bandes, analogue à celui de I, II, III, nous est donné par IV, V, VI avec la même tendance à se fondre entre elles. Chez la plupart des papillons, IV est séparée de III par une bande intermédiaire très claire, il suffit de rappeler le dessin de *Limenitis sibylla*. (*Weisses Mittelfeld*, *Eimer*).

La bande se compose généralement de rangées longitudinales d'écailles (*Eupithecia tamarisciata*, *Gonophora derasa*).

Aussi constantes dans leur apparition que III, sont les bandes V et VI, situées à l'ouverture de la cellule et bordant les nervures discocellulaires des deux côtés. Primitivement, ces bandes s'étendent d'un bord à l'autre de l'aile, comme nous le voyons dans le dessin des *Géométrides* et des *Sphinx*, mais chez les papillons plus différenciés, elles sont réduites à la longueur des nervures discocellulaires. Parfois même, elles se présentent comme une tache foncée (*Drepana falcataria*) ou bien elles forment un œil (*Bombycides*).

Les bandes VII, VIII, IX, X et XI, s'étendent de même, dans les formes primitives, d'un bord de l'aile à l'autre. Nous rencontrons encore une disposition analogue chez

D. falcataria, *Sphinx*, *Harpyia*, etc. Mais plus les papillons sont différenciés, plus les bandes tendent à se réduire en taches. Les bandes dont la cellule est sur la base de l'aile sont presque toujours parallèles à V, VI et diffèrent essentiellement de celles de la région marginale, en ce qu'elles forment rarement des zigzags. VII et VIII prennent leur issue près de la deuxième et de la première bifurcation de la nervure médiane. IX me semble être en rapport avec le point de la bifurcation de la trachée qui suit la bissectrice de la cellule. Les bandes sur la base de l'aile, sont le plus souvent, à leur début, distinctes chez les *Géométrides* et quelques autres Papillons dont le dessin les rapproche d'un type primitif.

Nous avons donc pu constater que, comme Eimer l'a toujours soutenu, le dessin des ailes des Papillons est, *à son début, de disposition longitudinale.*

Cette disposition primitive se manifeste de la manière la plus évidente dans son développement chrysalidaire, *chez les Géométrides* et même chez les types qui, comme Papillons, sont modifiés diversement. *Chez les Papillons plus avancés* dans leur évolution, nous rencontrons le phénomène de la *tachygenèse.* A la place d'un dessin primitif, formé de bandelettes longitudinales, nous trouvons parfois, dès sa première apparition, un dessin modifié en bandes fondues ou décomposées en taches (*V. urticæ*, etc.)

Dans l'aile inférieure, très souvent, les caractères primaires du dessin se conservent plus longtemps *que sur l'aile supérieure.* On peut établir une relation analogue entre la *face inférieure* et *supérieure* des ailes. Ces rélations se rapportent à la disposition du dessin et à la couleur. Parfois, cependant, la fusion des bandes apparaît d'abord sur l'aile inférieure, puis sur l'aile supérieure, mais nous pourrons constater dans tous ces cas, que *la forme des ailes diffère essentiellement*, que l'aile inférieure est réduite et que les éléments du dessin y sont accumulés sur une plus petite surface que dans l'aile supérieure. La fusion précoce des

bandes dans l'aile inférieure se présente alors comme une nécessité.

La disposition du dessin sur les ailes supérieures dépend également de la forme des ailes. Partout où nous rencontrons des ailes falciformes, nous observons aussi que la bande III se fond avec II dans sa partie antérieure, qu'elle traverse diagonalement la région marginale de l'aile, et, chez *D. falcataria*, nous voyons comment ce changement se produit pendant l'ontogenèse.

Le développement du dessin sur les ailes inférieures se modifie de la même manière dans l'ontogenèse que dans la phylogenèse. Au commencement, il est plus primitif que celui de l'aile supérieure ; suit une période où il s'en rapproche de plus en plus, en prenant tous les caractères ; puis vient une accélération de développement par laquelle il rattrape et dépasse finalement le dessin de l'aile supérieure.

L'aile inférieure montre encore plus clairement que l'aile supérieure, les phénomènes de la tachygenèse.

En considérant les différentes observations résumées plus haut, je suis arrivé aux conclusions suivantes :

Le dessin le plus primitif des Lépidoptères se compose de nombreuses rangées d'écailles disposées en bandelettes longitudinales. Chez les *Macrolépidoptères*, le type le plus primitif pour le dessin et pour la couleur nous est donné dans le groupe des *Géométrides*. Cependant, il me semble probable que les *Microlépidoptères Cerosoma lucella* et *Phoxopteryx corylana* Fabr., représentent, avec leur dessin, rappelant celui des *Éphémérines*, un type encore plus primitif que nous ne le trouvons chez les *Macrolépidoptères*.

Plus le développement avance, moins nombreux deviennent les caractères du dessin. Cette réduction est effectuée par la fusion des bandelettes primaires : il se forme des bandes.

Ces bandes, comme nous les voyons chez les Papillons d'un grand nombre de Lépidoptères, sont disposées *d'une*

manière définie, et c'est pour cela qu'elles peuvent être rapportées à un schéma unique. Cette disposition est en rapport, jusqu'à un certain point, avec *le réseau des nervures et des trachées.*

Les bandes peuvent se fondre et produire des ailes unicolores.

D'autre part, nous rencontrons des bandes qui se décomposent en taches, et qui sont réduites dans leur étendue par la couleur du fond qui se répand progressivement sur l'aile.

Pour l'évolution des couleurs, nous constatons l'ordre suivant :

Jaune clair, jaune foncé, brun, brun noir.

Jaune clair, orangé, rouge carmin.

Jaune clair, rose de différentes intensités, gris, gris noir.

Jaune clair, jaune verdâtre, vert.

Jaune clair, orangé, rouge brique, rouge brun.

Il est donc évident que les lois que Eimer a trouvées en étudiant la phylogenèse du dessin des Lépidoptères peuvent être admises point pour point pour l'ontogenèse.

Mes recherches prouvent donc : *que le dessin des Papillons ne paraît pas soudainement*, comme le pensait *Urech*, mais qu'il se développe peu à peu, comme l'ont cru *van Bemmelen* et *Schäffer*, *que les phases que ce dessin parcourt pendant son développement ontogénétique*, *sont analogues aux phases que le dessin de l'espèce du Papillon a dû parcourir pendant son développement phylogénétique*, *que la loi qui gouverne la biogenèse est aussi confirmée par ce procédé*, *qui s'accomplit pendant la métamorphose de l'insecte, et qu'enfin les théories de Eimer sont solidement fondées quand il dit que chaque animal ne peut varier que dans peu de directions déterminées par les influences du dehors et par sa propre constitution, et que l'espèce se forme par génépistase.*

L'aile inférieure est très souvent arrêtée à un point de développement moins avancé que l'aile supérieure, non

seulement par rapport au dessin, mais aussi pour la couleur.

Parfois les deux ailes se développent d'une façon tout à fait analogue, d'autres fois l'aile inférieure devance l'aile supérieure, ce qui arrive surtout quand la forme des ailes est différente.

La face inférieure des ailes est, dans la plupart des cas, moins développée que la face supérieure (*Hétérépistase*).

Des relations analogues peuvent être établies entre le dessin et la couleur sur les ailes du *Papillon femelle et mâle*. [Prépondérance masculine dans le développement (*Männliche Präponderanz* Eimer)].

Les phénomènes de la *Phylogenèse* se produisent le plus clairement dans le développement du dessin chez les formes *les plus primitives*. Chez les groupes *les plus avancés*, ces phénomènes sont masqués par l'intervention de la *tachygenèse* qui montre sa plus grande influence dans le développement des ailes inférieures.

DEUXIÈME PARTIE

Le dessin des Névroptères, des Orthoptères, des Hemiptères Homoptères et des Diptères comparé au dessin des Lépidoptères.

Ce n'est qu'en poussant nos recherches plus loin que nous ne l'avons fait jusqu'ici, qu'en les étendant à des groupes plus primitifs que les Lépidoptères, que nous arriverons à connaître les causes de l'ornementation des insectes, et à trouver la solution des problèmes que nous suggère le dessin des Lépidoptères.

Le dessin des Trichoptères.

En considérant les caractères systématiques tirés de la disposition des nervures dans les ailes, et de la forme des pièces buccales de l'insecte parfait, il nous faut convenir que ce sont les *Trichoptères*, qui, de tous les insectes, se rapprochent le plus des Lépidoptères. Mais les Trichoptères ressemblent aussi aux Papillons par les éléments qui contribuent au dessin des ailes pourvues, en partie, du moins, d'écailles ou de poils en forme d'écailles. Dans un autre groupe de ces insectes, les ailes sont nues, et les pigments représentant le dessin, se trouvent, comme chez la plupart des insectes que nous aurons à considérer, dans les membranes des ailes. C'est par cette différence des éléments colorés que les Trichoptères me paraissent fournir un très bon intermédiaire entre les Lépidoptères et les insectes de types plus primitifs. Partant du dessin des Papillons, je parlerai en premier lieu du dessin des Trichoptères formé

par des poils ou des écailles colorés. Nous trouvons des représentants de ce groupe dans les genres suivants : *Agapetus* Curt., *Psychomia* Latr., *Setodes* Ramb., *Goëra* Hoff., *Aspatherium* Kolen, *Trichostoma* Pict, *Sericostoma* Latr., *Notidobia* Steph., *Hydronautia* Kolen, *Dasystoma* Ramb., *Phryganæa* L.

Les poils qui forment le dessin sont de couleur jaune clair, couleur or, gris brun, gris blanc. Les membranes des ailes sont incolores ou bien d'un gris très clair. Nous rencontrons donc chez ce groupe de Trichoptères, des tons peu éclatants semblables à ceux qui se trouvent sur les ailes des Microlépidoptères et des Géométrides, et que nous avons désignés sous le nom de couleurs primitives.

Cependant, nous ne pouvons pas non plus parler de dessin précisé chez toutes les formes où les ailes sont pourvues de poils colorés.

Il arrive souvent (*Agapetus fuscipes*, *Psychomia pussilla*, *Odontocerus albicornis*, *Aspatherium*, *Trichostoma capillatum* Pict., *Sericostoma*, *Notidobia*, *Hydronautia*, *Dasystoma*, etc.) que la couleur des poils ne diffère pas du tout de celle de la membrane des ailes ; les ailes sont alors uniformes.

Le dessin peut se former de deux manières différentes. Si les poils qui se trouvent sur les ailes en rangées longitudinales (dans le sens indiqué par Eimer), ne sont pas trop serrés les uns contre les autres, et si leur couleur diffère en même temps de celle de la membrane de l'aile, il résultera de cette disposition un dessin en *bandelettes étroites longitudinales*, ayant alternativement la couleur des poils et de la membrane. Un dessin ayant une disposition semblable peut aussi se former si les rangées des poils, plus rapprochées l'une de l'autre, sont de différente couleur, comme nous l'observons chez tous les *Rhyacophila*. Nous distinguons alors, comme chez les Papillons, une couleur du fond généralement beaucoup plus claire et une couleur plus sombre du dessin. Chez *Rhyacophila vulgaris*, la couleur du fond est jaune clair, et le dessin se compose de poils brunâtres

groupés en rangées longitudinales et formant parfois des taches.

La tendance à former des taches est très variable chez les représentants de cette espèce, elle prévaut pourtant normament chez le *mâle*, qui se distingue aussi de la femelle par un duvet plus épais. Le dessin longitudinal est très prononcé chez *Plectrocnemia irrotata*, et ce n'est qu'au bord latéral des ailes, à l'extrémité des nervures, que nous trouvons des taches.

Chez *Pl. senex*, au contraire, domine un groupement des poils colorés en taches isolées. Une bande plus large limite chez les deux espèces les nervures au fond des espaces internervuraux, divisant l'aile en deux parties : proximale et distale.

Le dessin des *Hydropscyche* est très variable. Nous trouvons chez ce genre, tous les intermédiaires entre un dessin longitudinal primitif et un dessin en taches, réticulé ou bien uniforme. Ce sont parfois les ailes du même individu qui représentent les différents stades de développement du dessin, et, dans ce cas, les bandelettes et les taches se trouvent sur la base des ailes, tandis que la portion latérale porte les dessins réticulé et uniforme. La disposition des éléments colorés en bandes longitudinales, est plus apparente chez *H. versicolor* que chez *H. maxima* Br., et nous trouvons que la partie tachetée partant du bord marginal ne va pas plus loin que le milieu de l'aile. Au dedans de la « *Cella thyridii* » le dessin a tendance à s'effacer. La fusion des bandelettes en bandes plus larges est caractéristique chez *H. lepida* M. Lach. *Limnophilus pantherina* présente un dessin réticulé bien net. Chez *Anabolia pantherina* et aussi chez *A. gigantea*, l'ornementation des ailes est produite par des stries plus claires, sans poils, placées dans la *Cella thyridii* et sur la bissectrice des espaces internervuraux.

Des types de dessin tout à fait analogues sont donnés par les Trichoptères dépourvus d'un duvet de poils sur les ailes. Chez *Neuronia reticulata* L., nous observons des bandelettes

longitudinales qui se décomposent en taches sur la région du bord antérieur et interne. Les taches ont tendance à se fondre en un dessin réticulé. Sur l'apex de l'aile inférieure, nous rencontrons des restes de bandelettes et des parties colorées sur les nervures discocellulaires, plus foncées aussi sur l'aile supérieure.

Halesus flavipennis représente un type de dessin qui n'est caractéristique que pour les Papillons bien avancés dans leur développement. Sur un fond d'un jaune très clair, ressort le dessin brunâtre, formant des bandes transversales (Eimer), dont une partie accompagne les nervures longitudinales de l'aile. Une autre partie de bande se trouve sur la bissectrice des espaces internervuraux, et c'est ici que l'origine de ce dessin transversal nous apparaît le plus nettement. Les bandes transversales se composent de petits éléments longitudinaux, de fragments de bandelettes, que l'on peut encore reconnaître facilement sur l'apex de l'aile. Plus la partie que nous considérons se rapproche de la base, plus les bandelettes primitives se fondent en un dessin transversal. Chez les autres représentants du genre *Halesus*, le dessin réticulé prévaut. Chez *Halesus digitatus*, ce n'est que l'apex de l'aile qui est dessiné, et chez *H. mucoreus*, nous trouvons des ailes uniformes sur lesquelles ressort une tache plus claire au dedans de la cellule *Thyridii*. Des bandes plus larges, au nombre de six, traversent les ailes de *Halesus punctatus* Zets. de la côte au bord interne, formant des dents aiguës sur chaque nervure.

Les ailes du genre *Limnophilus* nous offrent généralement des traces d'un dessin longitudinal ou réticulé, mais nous y rencontrons aussi des formes à coloration uniforme, par exemple, *Limnophilus striola* Kol. et *L. vibex* Curt.

Nous voyons donc que chez les deux groupes de Trichoptères, chez ceux qui possèdent un duvet de poils sur leurs ailes, et chez ceux où les ailes sont nues, *le dessin primitif est disposé en fines bandelettes longitudinales*. Tous les autres types dérivent de ce dessin primitif qui se transforme en

rangées de taches, en bandes transversales, en dessin réticulé ou bien en de larges bandes longitudinales qui, en se fondant, conduisent à des ailes uniformes.

Comparé avec le dessin des Papillons, celui des Trichoptères se compose d'un plus grand nombre d'éléments plus fins, et il me semble que, de cela aussi vient que le dessin des Trichoptères est plus variable que celui des Papillons. Nous observons même une asymétrie de dessin sur les ailes du même individu. Chez les Trichoptères, manquent aussi généralement des bandes bien localisées, quoique plusieurs places déterminées des ailes, le Ptérostigma, par exemple, aient de préférence une coloration très intense. Ces différences entre le dessin des Papillons et celui des Trichoptères, nous autorisent à dire qu'avec la simplification du dessin et la réduction du nombre des éléments qui les composent, celui-ci devient plus symétrique, mieux déterminé et localisé.

Le dessin des Névroptères Planipennia. (Pl. XVI, fig. 84-88, 90.)

Le dessin des *Névroptères planipennia* est, là où il apparaît, beaucoup plus prononcé, beaucoup plus voyant que celui des Névroptères Trichoptères. Il a, sous ce rapport, plus de ressemblance avec le dessin des Lépidoptères. Les couleurs qui le produisent ne se trouvent jamais dans des écailles ou des poils, comme chez les Papillons et les Phryganéides; elles appartiennent toujours aux membranes des ailes elles-mêmes. Parfois, pourtant, nous rencontrons sur les ailes des organes en formes de crins qui, étant pigmentés comme la membrane, contribuent à assombrir la couleur du dessin (*Panorpa communis*). Chez les *Névroptères Planipennia*, comme nous l'avons vu chez les Névroptères Trichoptères, tous les genres ne portent pas de dessin. Les *Sialides* et *Chrysopa*, par exemple, sont presque uniformes; leurs ailes sont transparentes, et chez *Chrysopa*, nous ne retrouvons de la matière colorante que dans les

nervures. Chez *Chrysopa vulgaris*, ces dernières sont vert jaunâtre ou rougeâtres; chez *Ch. nigrocostata*, les nervures traversant l'aile dans toute sa longueur, sont vertes, tandis que les nervures transversales paraissent noirâtres, parfois seulement à leur extrémité.

Nous observons la même chose chez *Ch. septentrionata* et chez *Ch. perla*, avec la seule différence que chez ces dernières, les nervures transversales sont colorées en noir sur toute leur longueur. Les dessins plus étendus que nous rencontrons sur les ailes d'un grand nombre de genres du groupe des *Planipennia*, et qui représentent des stries longitudinales ou des bandelettes plus longues, des bandes et des taches plus ou moins grandes, ont tous pour point de départ un type où la coloration ne s'étend que sur les nervures transversales. *Des stries ou des bandelettes longitudinales* (*Eimer*) *sont donc le dessin le plus primitif chez les Névroptères planipennia.* Ce sont alors non seulement les cellules formant l'épithélium des nervures, qui sont colorées, la substance colorante se répand aussi dans les cellules environnantes, et il en résulte un dessin plus ou moins étendu et prononcé. Parfois nous trouvons aussi qu'à mesure que des grains colorés apparaissent dans les cellules de l'épithélium environnant les nervures, le pigment, originairement localisé dans celles-ci, disparaît de plus en plus. Quand la pigmentation commence à gagner de plus grandes surfaces, ce sont presque toujours les cellules aux extrémités des nervures transversales qui subissent les premières ce changement, et c'est aussi ici que nous trouvons le plus souvent des concentrations de pigment peu étendues; nous les appellerons des taches primitives. Plus la couleur foncée du dessin se répand sur les espaces internervuraux, plus les taches primitives s'agrandissent et donnent lieu, en se fondant, à la formation de bandes longitudinales, ou bien de taches plus grandes. La faculté de produire ou de se fournir de pigment n'est pas la même pour toutes les cellules de l'aile. Il y a des places où la couleur se répand très vite, et d'autres où elle

n'augmente que lentement, et on observe généralement que les concentrations de pigment plus étendues dans une région de l'aile sont causes que d'autres parties, surtout les parties environnantes, en sont dépourvues. C'est surtout chez les *Myrmeleon* que nous pouvons suivre (fig. 84-88, 90) les phénomènes de transformation du dessin ; nous rencontrons dans ce groupe des insectes avec le dessin très primitif (fig. 86, aile supérieure) et d'autres où de larges bandes longitudinales se détachent d'un fond sur lequel toute trace de dessin a disparu (fig. 85 et 88, ailes inférieures). Les ailes supérieures des mêmes exemplaires présentent des intermédiaires entre les types les plus primitifs et les plus avancés, phénomène d'autant plus intéressant et étrange que chez les Lépidoptères les ailes inférieures s'arrêtent presque toujours à un stade de développement moins avancé que les supérieures. La disposition des bandes chez les *Myrmeleon* et aussi chez les *Panorpa*, n'est pas moins localisée que chez les Papillons. Les bandes apparaissent le plus souvent au nombre de *quatre*. La première occupe la marge latérale des ailes, elle correspond à I, II des Papillons ; la seconde se trouve au-dessus des bifurcations principales des secteurs *radii* et doit être identifiée avec V, VI ; la troisième prend son origine sur les nervures transversales qui relient les points d'embranchement des nervures cubitales. Il me semble que cette bande pourra être comparée à VII des Papillons. La quatrième bande se forme sur la première ramification du cubitus, et se prolonge le long de cette branche jusqu'au bord interne de l'aile ; elle correspond dans sa partie antérieure à la bande VIII des Lépidoptères. Parfois nous ne trouvons que deux ou trois bandes (fig. 88 et fig. 90), et nous voyons alors que la réduction commence aux bandes basales IV et III (fig. 86).

Les bandes sur les ailes de *Nemoptera cora* (fig. 93) se forment de la même manière que chez *Myrmeleon*, elles sont localisées comme chez ces derniers et apparaissent normalement au nombre de quatre.

La réduction dans le nombre des bandes dont nous avons déjà parlé, et que nous ne rencontrons que chez quelques représentants des Myrméléonides africains, devient caractéristique pour *Ascalaphus* (fig. 89). Sur l'aile supérieure, c'est 2 et 3 qui se fondent en une bande et 2 qui persiste, pendant que 1 est réduite à une petite tache sur le bord antérieur. Sur l'aile inférieure, nous rencontrons de nouveau 3 et 4, mais elles se sont beaucoup élargies vers la base de l'aile. Sur l'apex de l'aile, 1 et 2 sont prêtes à se fondre. Outre l'union des bandes, nous trouvons chez *Ascalaphus* que la couleur des parties basales des bandes passe du brun au jaune clair.

Le dessin des Orthoptères.

Le dessin primitif des Orthoptères a beaucoup de ressemblance avec celui des Névroptères Planipennia et sa transformation pendant la phylogenèse est aussi à peu près identique au mode de développement du dessin du groupe que nous venons d'étudier.

Nous trouvons également chez les *Orthoptères Genuina* avec leurs brillantes couleurs et chez les *Pseudo-névroptères* avec leurs ailes de pigmentation monotone, que les caractères du dessin se montrent d'abord sur les nervures transversales, et c'est donc aussi dans ce groupe que le dessin le plus primitif se compose d'éléments longitudinaux, parallèles à l'axe du corps de l'insecte.

Les *Sauterelles* surtout prouvent les relations entre les nervures et la forme du dessin, et il n'est pas rare de pouvoir suivre sur la même aile la transformation des petites bandelettes primitives en taches ou en dessin réticulé qui, à mesure que le pigment augmente, amène un ton uniforme. Ce mode de transformation du dessin est indiqué par l'ordre dans lequel se colorent les nervures. Premièrement les *nervures transversales de premier ordre* sont les seules places où le pigment apparaît. En second lieu, la matière colorante se montre dans les cellules de l'épithélium des *nervures trans-*

versales de second ordre et des *nervures longitudinales*; il se forme alors un réseau délicat de courtes bandelettes.

Enfin ce sont les *espaces internervuraux* eux-mêmes qui deviennent pigmentés, les mailles du réseau, réduites à de petits points clairs, disparaissent à la fin tout à fait.

Mais nous voyons aussi très souvent qu'à mesure que les centres des espaces internervuraux se colorent, le pigment abandonne l'entourage immédiat des nervures. Le centre foncé des espaces internervuraux est alors bordé de lignes claires, et les places de l'aile où une transformation pareille a lieu présentent un réseau clair ressortant sur le fond plus sombre.

Il n'est pas nécessaire que la formation d'un dessin réticulé ou d'une coloration uniforme se manifeste à la fin sur toute la surface des ailes. Au contraire, en général, ce ne sont que quelques parties de l'aile où l'abondance de matière colorante fait apparaître des taches ou bien de larges bandes longitudinales, et nous observons presque toujours que la coloration uniforme des ailes provient de la fusion de ces bandes ou taches secondaires (genre *Œdipoda*). Mais cela n'exclut pas la possibilité d'une uniformité, conséquence d'une fusion directe du dessin réticulé, développé également sur toute la surface de l'aile. Tout comme chez *Myrmeleon*, nous observons ici que la formation de bandes foncées est accompagnée de l'apparition de bandes intermédiaires plus claires. Chez les Sauterelles, les bandes sont généralement bien moins distinctes que celles des Névroptères Planipennia, parce que les bandes qui les séparent sont pourvues de petites taches foncées, ce qui fait que les bandes du dessin ressortent moins clairement sur le fond. Pour cette cause, il est aussi plus difficile de rapporter les éléments du dessin qui apparaissent au système des nervures et de les identifier, comme nous l'avons pu faire chez *Myrmeleon*, avec le schéma du dessin des Papillons.

Le nombre de bandes est bien plus variable que nous ne l'observons chez les Planipennia; le plus souvent nous en

trouvons sur la base de l'aile (probablement X et XI des Papillons), dans la région de l'embranchement des secteurs *radii* ou des *venæ radiales* (Bruner) au milieu de l'aile, et vers son apex (XVI et III des Papillons).

Le dessin des Pseudo-névroptères. (Fig. 98-101, 106, 107.)

Des deux familles représentant ce groupe, ce sont les *Éphémérines* qui nous intéressent le plus au point de vue de leur dessin. Les représentants de ce groupe nous montrent peut-être le mieux de tous les Insectes comment un dessin des plus primitifs et dont la relation avec les nervures est d'une évidence incontestable, peut donner d'autres types que nous ne trouvons habituellement que chez les Papillons.

Ce fut aussi en étudiant le fameux ouvrage de *Pictet* traitant des *Éphémérines*, en comparant les différentes espèces et les différents stades des mêmes espèces que me vint l'idée d'une relation immédiate entre le dessin des Insectes et leurs nervures.

C'est dans ce groupe que nous voyons le plus clairement comment les caractères du dessin, partant des nervures transversales de premier ordre, se transmettent aux nervures transversales de second ordre et aux nervures longitudinales, et comme ils finissent par atteindre les espaces internervuraux formant à certaines places de la surface des ailes des taches ou des bandes. La disposition des bandes chez les Éphémérines est aussi bien déterminée que chez les Papillons et beaucoup moins variable que chez les Sauterelles. Les copies que j'ai faites des figures de *Pictet* serviront à prouver ceci en indiquant aussi les directions que les variations du dessin prennent pendant la métamorphose de l'animal et dans les deux sexes. La figure 101 représente un exemplaire de *Potamanthus castaneus*. La surface des ailes est couverte de bandelettes longitudinales

étroites indiquant la place des nervures transversales. Au milieu de l'aile cependant nous observons une région peu étendue où la coloration brunâtre manque, et, si nous regardons de plus près, nous voyons qu'à cette même place l'aile est dépourvue de nervures transversales. La même relation entre les nervures transversales de l'aile et son dessin nous apparaît chez *Boetis flumminum* (fig. 98, 100) en considérant la base de l'aile du subimago femelle. La même espèce nous montre aussi une différence du dessin entre les deux sexes. Le dessin du subimago *femelle* est caractérisé par de fines bandes longitudinales, tandis que le *mâle* nous montre un type où la formation de bandes plus larges a déjà commencé. Ces bandes, qui se composent de bandelettes primitives, paraissent au nombre de six et nous observons aussi ici que les bandes claires qui les séparent sont presque dépourvues de nervures transversales, tandis que celles-ci se concentrent sur les places pigmentées.

Il paraît donc que chez les Éphémérines comme chez les Papillons, nous rencontrons au point de vue du dessin une *prépondérance masculine*.

Une forme où le dessin se compose de taches est représentée sur la figure 106 ; c'est *ephemera guttulata*. Le dessin de *Cloe fasciata* a le plus de ressemblance avec un dessin de Papillon (fig. 99). Nous trouvons sur chaque aile six bandes qui s'étendent en se bifurquant en partie à leur origine de la côte de l'aile jusqu'au bord interne. Cette disposition du dessin et aussi la tendance à former des bifurcations nous rappelle les ailes des Papillons *Eupithecia tamarisciata* et de *P. podalirius*.

Il est ensuite très intéressant de constater que cette forme dont le dessin ressemble tant aux Papillons semble être dépourvue totalement de nervures transversales, tout au moins sur les bandes claires qui séparent celles du dessin. Pictet a représenté aussi une Éphémérine avec un dessin transversal. Elle fait partie du genre *Cloë* et a été décrite comme *Cloë undata* (fig. 107). Nous voyons sur les ailes

une seule bande longitudinale, et comparée au dessin des Papillons elle correspondrait dans sa disposition à V, VI. Le dessin transversal est composé de stries foncées situées sur les nervures qui traversent l'aile de la base au bord latéral. Plusieurs taches foncées sur la côte de l'aile me semblent représenter les restes du dessin longitudinal plus primitif. A la bande longitudinale de *Cloë undata* correspondent chez un nombre d'autres genres et espèces, une ou plusieurs taches foncées de grandeur variable et de forme oblongue.

Chez les *Perlides*, les formes avec un dessin sont assez rares et, là où nous en observons, le dessin se compose de *larges bandes longitudinales*. Chez notre *Tæniopteryx trifasciata*, les bandes foncées sont au nombre de quatre, tandis que *T. nebulosa* n'en a qu'une seule. Nous rencontrons aussi chez les *Libellulides* une tendance du dessin à former de larges bandes (fig. 91, 92, 94, 95) peu nombreuses, et nous voyons, en comparant les différentes formes, qu'il y a là aussi *trois régions de l'aile* qui offrent les meilleures conditions pour la formation du pigment. Les bandes se trouvent généralement à la base de l'aile à peu près dans sa partie centrale et sur ou près de son apex. Le groupe des bandes que nous observons sur la base correspond dans sa portion latérale à la bande IV des *Myrmeleon ;* c'est-à-dire à la bande VIII des Papillons, et il me paraît que la portion basale ne doit pas être regardée comme une bande distincte, mais plutôt comme un élargissement de IV. Au milieu des ailes, la bande indiquant la place du « nodus » correspond à II de *Myrmeleon* et à V, VI des Papillons. La première bande des *Libellulides* est disposée de la même manière que celle des *Myrmeleon*, il faut la comparer à II des Papillons ; elle peut devenir si large qu'elle atteint le bord marginal.

La similitude de grandeur, de forme et de disposition des nervures chez les ailes des *Libellulides* est cause que le dessin est le même sur l'aile supérieure et sur l'aile infé-

rieure, et cette similitude se montre aussi dans les variations du dessin. La variabilité du dessin se borne surtout à des réunions de bandes et à leur réduction qui peut prendre une telle extension qu'il ne reste qu'une petite tache à la place de I sur le bord antérieur des ailes (Agrion et Aeschna (fig. 94). Chez d'autres formes, il résulte de la tendance des bandes à se fondre que les ailes deviennent à peu près uniformes. Chez *Libellula trimaculata* (fig. 91 *a*) la fusion des bandes a lieu entre I et II, chez une espèce non déterminée du genre *Palopleura* provenant de la Côte-d'Or et que j'ai trouvée dans la collection du Musée d'histoire naturelle de Stuttgart et chez *Neurothemis palliata* Br., toutes les trois bandes sont fondues en une seule tache pigmentée.

Le dessin, si bien déterminé dans sa disposition et son apparition sous la forme de larges bandes qui ont encore tendance à se fondre, me fait l'impression qu'il faut considérer les *Odonates* comme un groupe bien plus avancé par rapport à leur dessin que ne le sont les *Éphémérines*.

Le dessin des Hémiptères Homoptères. (Pl. XVII, fiig. 96, 97, 102, 105, 108, 109, 110.)

Quand nous comparons la disposition des nervures chez les Hémiptères Homoptères à celle des familles traitées dans ce qui précède, nous trouvons que la plupart des représentants de ce groupe sont caractérisés par une réduction des nervures transversales. Nous ne nous attendrons donc pas à trouver des dessins très primitifs, sachant que ces derniers sont en proche rapport avec la disposition et le nombre des nervures. Cependant, nous ne pouvons pas dire que dans ce groupe toutes les traces d'un dessin primitif soient effacées. Nous trouvons par exemple, chez les *Cicades* des dessins qui nous rappellent beaucoup tout ce que nous avons observé chez les Orthoptères et Névroptères. Ces résultats sont, comme nous verrons, des plus intéressants parce qu'ils nous prouvent que des caractères du dessin qui,

dans leur première apparition, dépendaient des nervures de l'aile, *peuvent se maintenir sans que les nervures soient conservées par l'Insecte à l'état parfait.* Dans le groupe des *Fulgorines* (fig. 96), nous trouvons des représentants avec un système de nervures transversales plus ou moins complet. Leur dessin se compose de nombreuses bandelettes qui correspondent aux nervures et qui se réunissant, forment des bandes de largeur variable. Chez les *Cicadines* les nervures transversales s'effacent dans leur plus grande partie, mais nous trouvons à leur place des petits plis sur l'aile de l'Insecte parfait. Le dessin primitivement causé par des nervures se montre alors aussi là où les dernières se sont changées en plis, ce que nous voyons très clairement chez une espèce de *Platypleura* (fig. 97) qui se trouve dans le Musée royal d'histoire naturelle à Stuttgart. Nous trouvons chez le même Insecte une tendance très remarquable conduisant à la formation debandes longitudinales dans certaines régions de l'aile, c'est-à-dire partout là où les nervures transversales se trouvent conservées dans l'état parfait de l'Insecte. Nous comptons trois bandes qui se forment de cette manière. Au bord latéral de l'aile, la première bande (I des Papillons) est indiquée par des taches foncées à l'extrémité des nervures longitudinales. La seconde bande qui, dans sa disposition sur la région latérale, correspond à II ou III de *P. podalirius*, se trouve sur les nervures transversales qui forment un zigzag avec les portions externes des nervures longitudinales. La bande est très constante dans son apparition chez les différentes espèces et nous rappelle sous ce rapport les bandes V et VI des Papillons. III me paraît identique à V, VI ; elle se trouve sur le zigzag formé par les branches du radius et par des nervures transversales se trouvant entre les bifurcations.

Quand nous considérons tout le groupe des Cicades, nous observons que leur dessin se développe en deux directions opposées. Les uns deviennent presque uniformes, comme nous le voyons dans les genres *Tosena* et *Tacua* (fig. 103

et 104). Les autres sont caractérisés par la réduction très apparente du pigment foncé qui amène dans les formes extrêmes l'uniformité incolore. Chez ces derniers, le pigment se conserve, le plus longtemps, dans la région des bandes et surtout aux points de bifurcations et aux extrémités des nervures (fig. 105, 108, 109). *Oxypleura limbata* F. (fig. 104) nous montre que la pigmentation peut aussi se répandre sur la surface de l'aile depuis les bandes longitudinales et que les bandes élargies se fondent l'une dans l'autre comme nous le rencontrons chez les papillons. Dans le genre de *Huechys*, on trouve (fig. 110) très souvent que toutes les nervures sont colorées. Ce qui nous intéresse principalement dans le dessin des Hémiptères Homoptères, c'est que nous voyons aussi ici très clairement que la disposition du dessin dépend du cours des nervures, et que ses variations marchent dans le même sens que chez les autres insectes.

Le dessin des Diptères.

Nous ne trouvons parmi le grand groupe des Diptères qu'un très petit nombre de formes dont les ailes soient colorées. La pigmentation se borne généralement aux *nervures transversales* et aux *régions voisines des espaces internervuraux*. Mais chez quelques espèces nous rencontrons des taches foncées à des places où nous ne pouvons plus constater la présence d'une nervure transversale. Cependant, si nous comparons plusieurs insectes de la même espèce, nous voyons parfois sur les régions colorées des rudiments de nervures qui prouvent que les colorations ont été en rapport avec des nervures transversales. Chez *Glaphyrophera fuscipennis*, par exemple, la seconde bande se trouve bien développée, quoique nous n'apercevions qu'un très petit bout de la nervure transversale qui, dans un stade moins avancé de l'ontogenèse, reliait probablement les secondes et troisièmes nervures longitudinales et était alors la cause de la formation du dessin. En outre des nervures

transversales, ce sont *les extrémités des nervures longitudinales* et *les points de bifurcations des nervures* qui représentent les régions où le pigment s'accumule de préférence. Chez quelques espèces (*Ceria*), la coloration se forme au bord antérieur ; chez d'autres (*Asilici*), les nervures transversales et longitudinales sont colorées, ce qui nous rappelle les Huechys. Cependant, le plus grand nombre des Diptères colorés se distingue par des bandelettes ou des bandes longitudinales (Eimer). Là où les bandelettes se fondent, nous observons des bandes plus larges qui, au maximum, apparaissent *au nombre de cinq*. Leur disposition, qui dépend de la distribution des nervures transversales, est la suivante. La *première* bande (correspondant à I ou à I II des papillons) borde la marge latérale de l'aile ; la *seconde* prend son origine au point de bifurcation de la nervure costale et occupe la seconde cellule cubitale et le premier espace internervural du bord interne (*erste Hinterrandszelle*). Elle longe les nervures discocellulaires en dehors de la cellule et atteint parfois l'extrémité de la cinquième nervure longitudinale.

La *troisième* bande longe les nervures transversales ; à l'ouverture des cellules basales, des deux côtés, elle forme un zigzag qui correspond au cours des nervures et se termine à l'extrémité de la cinquième nervure longitudinale. La bande *quatre* a son origine sur les nervures transversales qui relient la sous-costale au radius, elle est interrompue dans la cellule basale postérieure et ressort en une tache grise du fond clair de la quatrième cellule du bord interne.

La tache atteint l'extrémité de la sixième nervure longitudinale. La *cinquième* bande est représentée par deux taches qui se trouvent sur la nervure transversale basale et à l'extrémité de la septième nervure longitudinale. Cette disposition de bandes forme un schéma qui peut être donné comme un type de dessin chez les *Tipulæ rostratæ*, tant que la disposition de leurs nervures ne subit pas de varia-

tion. Chez *Tipula maculata* nous n'observons que *trois* bandes, et ce changement provient de ce que les nervures transversales, à l'ouverture des cellules basales, sont déplacées sur le bord latéral et se trouvent si près de trois que les trois bandes sur l'apex de l'aile se fondent, formant un seul groupement.

Chez *maculata* tout le bord antérieur est de *coloration uniforme*, ce qui s'explique quand nous considérons que le premier espace internervural est différencié par de nombreux plis, apparemment des restes de nervures transversales réduites.

Très souvent, nous voyons que les bandes se réduisent à des taches ou qu'elles disparaissent tout à fait en ne laissant qu'une seule trace, le *Pterostigma* (Randmal), sur le bord antérieur de l'aile. En très peu de cas seulement nous notons une augmentation importante de la coloration.

Un des dessins les plus curieux des Tipulides est celui que nous rencontrons chez *Limnobia picta*. A la place de cinq bandes longitudinales, nous apercevons sur l'aile un même nombre *de rangées d'yeux*. Ces taches se trouvent toujours aux points de bifurcation des nervures et se présentent comme un iris foncé cerclant la prunelle de couleur du fond, qui entoure une pupille de couleur brune.

C'est sur le bord antérieur de l'aile, à l'extrémité ou au point de bifurcation de la sous-costale, que les taches ont la plus grande tendance à se transformer en yeux.

Sur les ailes de *Limnobia rivosa* le dessin n'est pas moins étrange. Nous voyons un grand triangle brun, qui entoure une tache claire. Un côté du triangle se compose d'une réunion de bandes sur le bord antérieur de l'aile. Les deux autres côtés sont donnés par la bande trois et par la cinquième nervure pigmentée de brun sur toute son étendue. Chez les *Brachycera* et les *Muscariæ* le nombre des formes, avec une pigmentation plus étendue, augmente ; mais tous les dessins que nous rencontrons peuvent aussi ici être rapportés au schéma des *quatre ou cinq bandes ou bandelettes*

principales (*Sciomyza Schönherri Fall*). Pour montrer comment les dessins les plus compliqués dérivent du schéma primitif il nous faut observer les représentants des groupes des *Sciomyzinæ* et des *Tetanocerinæ*. Dans aucune famille nous ne rencontrons des exemples plus frappants de la transformation du dessin.

Chez *Sciomyza Schönherri Fall* nous trouvons dans chaque espace internervural *cinq taches* qui sont arrangées en lignes longitudinales. Nous observons donc cinq bandes longitudinales. Chez les *Tetanocera* apparaissent également *cinq rangées de taches*, mais elles se fondent en direction transversale et longitudinale, de manière à former une grille pigmentée qui ressort plus ou moins distinctement sur un fond clair. Le commencement d'un tel dessin réticulé peut être observé chez *Tetranocera punctulata* Scop. ; chez *T. reticulata* la transformation a déjà fait plus de progrès et chez *Limia marginata* Fabr., le développement du dessin dans la direction donnée atteint l'état le plus parfait. Chez *T. punctulata* Scop. nous observons de plus la formation de *cinq taches* foncées. Les quatre taches situées sur la partie antérieure de l'aile se réunissent pour former *un M;* la cinquième plus petite que les autres est située sur la base de l'aile. Les quatre taches de plus grande dimension apparaissent aux mêmes endroits où nous avons observé les éléments du dessin primitif.

Parmi les *Acalypteræ* nous rencontrons aussi deux types de dessin. Chez les *Platystoma* et les *Carphotricha* toute la surface de l'aile est réticulée, tandis que nous observons chez les autres espèces un dessin qui se compose de bandes bien déterminées. Les bandes apparaissent ici ordinairement au nombre de *quatre* et nous trouvons que un et deux, trois et quatre se fondent les premières sur le bord antérieur de l'aile ; *Urophora quadrifasciata*. Chez *N. cardui*, la deuxième bande se fond aussi avec la troisième sur le bord interne, ce qui donne un dessin *en forme de M*, semblable à celui que nous rencontrons chez *Tetranocera punctulata*.

Mais chez *N. cardui* les bandes primitives se transforment directement, tandis que chez les *Tetranocera* nous passons par un dessin réticulé. Chez *Urophora* il arrive aussi que les bandes se fondent encore davantage et qu'elles forment *une large bande transversale* sur la côte de l'aile, laissant une tache claire dans la bande III. Le dessin triangulaire de *Tipula* se retrouve aussi chez les représentants du genre *Otitis*.

Nous voyons donc que les différences dans le dessin des *Tipulides* et des *Muscariæ* ne sont pas importantes. Les quelques variations dans le dessin des deux groupes proviennent uniquement de ce que la faculté de produire de la matière colorante est moins grande chez les *Tipulidæ* que chez les *Muscariæ*. Chez les premiers nous rencontrons donc généralement un dessin primitif, tandis que les autres présentent des types plus avancés, des bandes plus larges, des dessins réticulés ou bien des ailes de coloration uniforme.

Mais ce qui nous intéresse principalement, ce sont *les rapports évidents des dessins primitifs avec les nervures transversales*. Ce sont ces bandes, bandelettes ou taches primitives qui peuvent s'étendre, se fondre ou bien se réduire à des restes peu importants mais caractéristiques par leur disposition. La coloration des nervures longitudinales est aussi un phénomène secondaire comme la réduction des bandes dans leur longueur, qui se produit très souvent en même temps que leur fusion sur leur bord antérieur de l'aile.

Les couleurs qui forment le dessin des *Diptères* sont généralement les suivantes : jaune brunâtre au brun, gris ou gris noir. Elles se trouvent ordinairement dans la membrane de l'aile. Ce n'est que chez *Pericoma* que j'ai trouvé des poils colorés. Le pigment n'apparaît, comme aussi chez les Trichoptères, que quelque temps après l'éclosion de l'insecte ; au premier moment, après avoir quitté la vie chrysalidaire, les ailes sont d'un blanc grisâtre, sans aucun dessin.

Le dessin primitif des *Diptères* se distingue de celui des

Névroptères et des *Orthoptères*, principalement par le nombre des éléments qui le compose. Cette réduction dans les bandes ou bandelettes primitives correspond à une réduction analogue des nervures transversales, et nous montre de nouveau combien le dessin des insectes dépend de la disposition des nervures. Le dessin des *Diptères* est à ce point de vue celui qui se rapproche le plus de celui d'un groupe d'Homoptères, des *cigales*, qui, par la disposition de leurs nervures, ont aussi beaucoup de ressemblance avec les *Diptères*.

Les lois de transformation du dessin des *Diptères* sont les mêmes que celles que nous avons rencontrées dans les groupes d'insectes considérés dans ce qui précède. Partout nous trouvons sur les nervures transversales des bandelettes ou des bandes longitudinales comme dessin primitif et comme point de départ des autres dessins. Ensuite : dessins réticulés, fusion partielle ou totale de bandes, réduction de certaines bandes et, enfin, coloration uniforme. Nous trouvons aussi que l'accumulation de la matière colorante est un phénomène très commun, surtout là où les nervures ont de nombreuses bifurcations.

Conclusions.

Pour conclure cette partie, je donnerai un résumé des différents types de dessin, qui prévalent dans les groupes d'insectes que nous venons de considérer au point de vue de leur dessin.

Le type le plus primitif, quant à la forme des ailes et à la disposition des nervures, est donné par les *Ephémerines*. C'est aussi dans ce groupe que nous rencontrons les dessins les plus primitifs et les plus simples. Les matières colorantes n'apparaissent que *sur les nervures transversales* et il me semble que, moins l'insecte est avancé dans son développement, plus les nervures et, avec elles, les bandelettes ont une disposition transversale (longitudinale en parlant

du dessin) régulière et se continuent en lignes parallèles plus ou moins nombreuses du bord antérieur jusqu'au bord interne. Les réductions dans le système des nervures transversales amènent aussi des bandes entrecoupées en zigzag. La formation de bandes plus larges et de taches étendues par la fusion des éléments du dessin primitif nous apparaît chez les *Ephémérines*, chez des formes en ce qui concerne la disposition de leurs nervures appartenant aux formes les plus élevées.

Chez les *Perlides*, plus souvent que chez les Ephémérines, nous notons des bandes larges : elles s'en distinguent aussi par une disposition de nervures bien plus primitive qui se manifeste sur la réduction apparente des nervures transversales et longitudinales. De larges bandes ayant la couleur du dessin sont aussi caractéristiques pour les *Libellulides*. A côté de formes, avec des ailes rendues presque uniformes par la fusion des bandes, nous en rencontrons un certain nombre chez lesquelles le dessin est réduit parfois à une seule tache (le *Pterostigma*) sur le bord antérieur de l'aile. Ce dessin des *Libellulides* a toutes les caractéristiques d'un dessin très avancé dans son développement, ce qui est d'autant plus étrange que les nervures transversales, très nombreuses de ce groupe d'insectes, le rapprochent beaucoup des Ephémérines et lui donnent un caractère très primitif. Les régions où les nervures principales de l'aile se bifurquent sont l'endroit où les bandes se forment de préférence. Le dessin des *Saltatoria* a plus de ressemblance avec celui des Ephémérines que celui des Odonates. Les nervures transversales jouent aussi ici un rôle très important pour la formation du dessin et, comme les nervures de premier et de second ordre sont très bien développées, presque sur toute la surface de l'aile, leur dessin est généralement réticulé. Mais nous observons aussi, surtout sur l'aile supérieure, des dispositions primitives de bandelettes qui nous rappellent tout à fait les Ephémerines. D'autre part, nous observons les débuts d'un dessin disposé en bandes plus larges. Chez les

Névroptères nous trouvons parmi les *Trichoptères* des types qui, pourvus de bandelettes étroites comme les Ephémerines, me font l'impression d'être très primitifs. Cette disposition du dessin ne correspond cependant pas à une disposition analogue des nervures transversales, et provient de ce que les poils qui portent les couleurs sont disposés en rangées longitudinales; de sorte qu'une rangée plus claire est suivie d'une plus foncée, et ainsi de suite.

Chez les *Planipennia* le dessin correspond de nouveau tout à fait à la disposition des nervures transversales, qui sont très nombreuses. Il se compose de bandelettes étroites, irrégulières, ou de rangées de taches marquant les points d'intersections des nervures. A côté de ces dessins primitifs, qui prédominent chez les *Myrmeleon*, nous observons aussi la formation de bandes plus larges, type de dessin caractérisant les *Ascalaphus* et d'autres genres.

Chez les *Hémiptères*, *Homoptères*, les *Fulgurines*, avec une disposition de nervures très primitive, représentent des dessins qui se composent de bandelettes longitudinales et qui ne sont pas toujours très distinctes. Parmi les cigales, nous trouvons des formes à coloration uniforme et d'autres où le dessin est réduit à un petit nombre de bandelettes étroites.

Chez les *Diptères*, les représentants des *Muscariæ* sont caractérisés par quatre bandes longitudinales qui sont en rapport avec les nervures transversales, et chez les *Tipulæ*, nous rencontrons des bandes au nombre de cinq presque toujours entrecoupées.

Nous avons vu que des bandes ou des rangées de taches longitudinales représentent aussi le dessin le plus primitif des Papillons, et nous pouvons dire *que le dessin longitudinal est le type le plus primitif chez tous les insectes. Chez les formes les moins avancées dans leur développement, cette disposition du pigment est en rapport direct avec les nervures de l'aile et surtout avec les nervures transversales. Les bandelettes étroites qui précèdent partout des dessins plus étendus*

deviennent plus larges; leur fusion prépare la formation de bandes et de taches secondaires plus grandes que les primaires. Une autre tendance du développement conduit à un dessin réticulé et, comme dernier stade, nous observons généralement des ailes de coloration uniforme. Si la production de pigment devient moins grande, les bandes se transforment en rangées de taches, ou bien nous observons seulement une réduction de leur longueur. Poussée plus loin, cette tendance amène à des formes où les ailes sont incolores.

Avec la réduction des nervures et la réduction dans le nombre des éléments du dessin, nous observons toujours une plus grande régularité dans sa disposition; il se simplifie et est mieux localisé. Ces conditions se trouvent exprimées de la façon la plus claire par les *Diptères* et les *Lépidoptères Rhophalocères*, donc chez deux groupes qui tous les deux sont très avancés dans leur développement. C'est pour cela que le dessin des représentants de ces deux groupes peut être sans trop de difficultés rapporté à un seul schéma.

TROISIÈME PARTIE

Les causes morphologiques et physiologiques du dessin des insectes en général et, en particulier, du dessin et des couleurs des Lépidoptères.

I. — *Les causes morphologiques du dessin des insectes* (Pl. XVIII-XIX, fig. 111, 115, 117, 119, 125, 126).

Dans la première partie de ce mémoire, j'ai montré que l'ontogénèse du dessin chez les Lépidoptères se fait seulement dans quelques directions bien déterminées, et que ce développement de l'ornementation est gouverné par les mêmes lois qu'on trouve en étudiant le développement du dessin et des couleurs des papillons, au point de vue de la phylogenèse. En examinant ensuite, comme nous venons de le faire dans la seconde partie, le dessin des autres groupes d'insectes au point de vue de sa disposition et de sa variabilité, nous avons pu noter des résultats tout à fait semblables à ceux obtenus chez les Lépidoptères. Une telle analogie, caractérisant les phénomènes qui se produisent dans des groupes si éloignés, amènera nécessairement à penser *que le dessin est causé par des relations morphologiques et physiologiques basées sur l'organisation de tous les insectes, et que les transformations qui se produisent dans cette organisation doivent être les mêmes dans des groupes très éloignés.* Nous avons constaté que chez les insectes plus primitifs, les rapports du dessin avec la disposition des nervures étaient évidents, et que, plus les espèces s'éloignaient de leur origine, plus le nombre de nervures se réduisait: moins apparentes, devenaient les relations primitives. Il

sera donc nécessaire, pour arriver à la solution des problèmes que je me suis posés dans ce travail, d'étudier la question suivante : *Les nervures peuvent-elles être la cause déterminante du dessin? Peut-on les regarder comme le fondement physiologique de toute accumulation de substance colorante? Ont-elles aussi été la cause d'un dessin dans des endroits où chez l'insecte parfait leur relation avec une bande ou une tache n'est plus apparente? Nous nous demanderons, aussi, si chez les insectes très élevés en organisation où les nervures se réduisent de plus en plus, ne peuvent pas intervenir encore d'autres causes pour influencer la disposition du dessin?*

Avant d'aborder les études qui doivent amener la solution de nos questions, il nous faut examiner tout ce qui a été découvert jusqu'ici sur l'origine du dessin chez d'autres animaux. Les recherches qui nous intéressent ont surtout été faites pour les *vertébrés* et ne permettent guère une comparaison directe. Ce n'est qu'un seul travail, celui de *A. Graf* (1) sur les *Hirudinés*, contenant des résultats sur le dessin de *Clepsine*, qui pourra être directement comparé aux points de vue offerts par l'étude des insectes.

J. Zenneck [32] et *Ehrmann* [6] ont constaté que chez les vertébrés (Serpents et Urodèles), les cellules pigmentées dépendaient à leur première apparition du cours des vaisseaux sanguins. Les premières traces pigmentées se formaient dans les embryons, au début, le long des vaisseaux et, de là, la matière colorante se répandait à la surface du corps. Zenneck trouva aussi, dans l'épiderme des embryons de *Trepidonotus*, que le pigment apparaissait à l'extrémité de certaines voies pigmentées (*Pigmentbahnen*) qui étaient en rapport, en partie, avec des vaisseaux persistants, en partie, avec des capillaires qui se réduisaient plus tard.

Loeb [20] aussi a obtenu des résultats tout à fait semblables en étudiant la coloration du *vitellus* (*Dottersack*) *de*

(1) A. Graf, *Hirudineenstudien. Nova Acta, Abh. kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naturf.* Bd. LXXII, n° 2, 1899.

Fundulus. Lui aussi put constater que les vaisseaux exerçaient une attraction extraordinaire sur les chromatophores.

Cependant, comme je viens de dire, ces résultats, si intéressants qu'ils soient pour faire connaître les circonstances qui amènent le dessin des vertébrés, ne seraient que d'une importance secondaire pour les problèmes qui nous occupent ici, si on n'y trouvait pas une analogie frappante avec tout ce qui a été constaté, quant à l'origine du dessin des invertébrés. Déjà *Simroth* [25] a soutenu qu'il y avait un rapport entre le dessin des Mollusques terrestres du genre *Limax* et leurs vaisseaux sanguins, et les mêmes relations me semblent exister entre la coloration *de la coquille des Mollusques marins et la disposition des vaisseaux dans leur manteau* [19 *a*]. La seule preuve tirée de l'étude de l'histologie de l'animal a été donnée par A. Graf pour les *Hirudinés*. Ce savant qui, par une mort précoce, a été malheureusement empêché de pousser ses recherches encore plus loin, trouva chez Clepsine que le dessin dépendait de la disposition des muscles et des vaisseaux sanguins, et il explique ce phénomène par une réaction de l'organisme contre l'oxygène de l'air. Une autre découverte de Graf, non moins importante, se rapporte à l'origine du pigment. Les résultats qu'il a obtenus à ce point de vue rendent vraisemblable que tout le pigment qui se trouve dans la peau des Hirudinées dérive des *Excrétophores*. Graf a observé que chez des animaux auxquels on avait fait manger du carmin, les grains de cette matière avaient été transportés par des cellules amœboïdes des Excrétophores à la surface de la peau.

En comparant à ces résultats, obtenus pour les vertébrés et les hirudinés, toutes les tentatives qui ont été faites pour découvrir l'origine du dessin chez les insectes, nous devons dire que ces dernières ont été très peu heureuses. Un assez grand nombre de traités cherchent à découvrir la constitution chimique des couleurs des papillons, mais ils négligent tout le côté morphologique de la question. Ils ne nous

donnent ni des explications du *processus* physiologique de la formation des couleurs ni des conditions morphologiques ou histologiques, qui sont le fondement d'une disposition déterminée des couleurs, d'un dessin distinct.

Il me paraît vraisemblable qu'il faut attribuer aux idées qui, par l'influence du *Darwinisme*, se sont développées chez la plupart des naturalistes, l'oubli où l'on a laissé ce côté de la question. On regardait le dessin des animaux et, spécialement celui des insectes comme le résultat d'une sélection naturelle ou sexuelle, et on se contentait de cette soi-disant solution d'un problème qui avec le mot *mimétisme* écartait tous les embarras de subtiles recherches morphologiques.

Le travail de *O. Wiener* [30] « *Farbenphotographie durch Körperfarben* » nous montre cependant que des efforts ont été faits pour donner un fond scientifique à la théorie de Darvin (*nützliche Anpassung*); mais cet essai seul ne suffisait pas pour appeler l'attention sur les études morphologiques et physiologiques qui seules pouvaient donner une solution du problème. Pour attirer l'intérêt des morphologistes et des physiologistes d'une façon plus particulière il fallait prouver que le dessin des animaux se formait et se transformait *indépendamment de « l'utilité »*; il fallait ébranler les fondements sur lesquels la théorie du mimétisme avait érigé son édifice. Des recherches ont été faites dans ce sens. Dans les œuvres de *Eimer* [7], et dans quelques travaux de ses élèves et d'autres savants, des preuves ont été données, qui montrent que le développement des parties colorées des animaux des groupes les plus éloignés n'est point différent du développement des organes, que le dessin est également soumis aux mêmes lois que celles qui se manifestent dans la croissance ontogénétique ou phylogénétique des êtres vivants. Pour les papillons, en particulier, Eimer avait l'idée que leur dessin, la disposition des bandes, la manière dont elles se fondaient, etc., dépendaient surtout de la *forme des ailes*. Dans son *Orthogenesis der Schmetterlinge* il nous montra que certains dessins se rencontraient toujours avec certaines

formes d'ailes. Il trouva aussi que très souvent on pouvait constater un rapport plus ou moins évident, par exemple *entre la disposition des bandes des Papilio et le cours des nervures*, opinion que moi aussi j'ai soutenue dans mon dernier travail sur l'ontogenèse du dessin, mais que *Spengel* (1) cependant croit devoir réfuter. Ce que *R. Escherich* [8] a observé chez certains *scarabés* (*Zonabris Harold*) confirme les vues de Eimer. Escherich dit dans ses recherches : que chez les représentants du genre nommé *la disposition des taches était en relation apparente avec le cours des trachées principales.*

Dans le travail de *A. G. Mayer* [23 *a*, *b*] cette question n'a pas été touchée, mais l'auteur donne une autre observation que d'ailleurs Scudder et Bateson avaient déjà faite dans un sens plus restreint : à savoir que *sur les ailes des Lépidoptères la disposition des taches situées sur la marge latérale correspond à des plis de l'aile qui se trouvent sur un des deux côtés de la bissectrice des espaces internervuraux.* Nous verrons que cette observation est d'une grande importance pour la morphologie du dessin, et que sur elle s'appuieront ceux qui veulent des relations entre le dessin et le cours des nervures ou des trachées.

Nous nous poserons les questions suivantes :

Le dessin des ailes d'insectes et, en particulier, celui des papillons est-il en relation directe avec les nervures ou les trachées? Les nervures ou les trachées sont-elles en rapport avec les canaux sanguins? Le dessin ne dépendrait-il pas, en effet, uniquement de la disposition de ces canaux ou même seulement de certains de ces canaux? Ses rapports avec le cours des nervures ne seraient-ils pas un phénomène secondaire; ou bien la présence de trachées et de canaux sanguins est-elle indispensable pour produire des dessins colorés?

Il nous faudra rechercher d'abord *comment les canaux*

(1) Spengel, W. : *über einige Aberrationen von Papilio Machaon. Zool. Jahrbücher*, V, 12, 1899. Separat-Ausgabe von Gustav Fischer, Iena.

sanguins sont distribués dans les différentes parties du corps de l'insecte et surtout dans les ailes. E. Blanchard [3] nous a montré que si les chenilles de Lépidoptères ou de Coléoptères mangeaient des feuilles saupoudrées d'indigo ou de garance, la substance colorante était après quelque temps contenue dans le sang de la chenille. La couleur bleue ou rose, étant parfaitement visible au travers du tégument de l'insecte, indique alors la disposition des canaux et des lacunes remplies par le liquide nourricier. Tout d'abord on reconnaissait le vaisseau dorsal qui était rempli de sang parfaitement bleu ou rose. Toutes les cavités du corps étaient également colorées de même. On reconnaissait aussi que dans l'espace intermembranaire des trachées le sang formait une très mince couche, et les rainures formées par la fonction des anneaux montraient des canaux remplis du sang coloré retournant au vaisseau dorsal. Sur la distribution du sang dans la jeune aile le travail de Blanchard ne contient pas de renseignements. Mais, comme il a constaté la présence du sang dans les trachées et croit pouvoir admettre une *circulation peritrachéenne*, nous pouvons supposer que dans l'aile aussi les trachées sont en rapport avec des canaux sanguins.

L. Agassiz [2] distingue même deux sortes de trachées de fonction toute différente : *les trachées respiratoires et les trachées circulatoires*. Les dernières se trouvent dans les parties du corps qui ont besoin d'être nourries par le sang, et se présentent sous la forme de simples tubes se terminant en vaisseaux très fins. Les trachées circulatoires sont dépourvues de vésicules aériennes, et, dans leurs dernières petites ramifications, on ne rencontre plus de fil spiral. Agassiz a observé de plus que les vaisseaux circulatoires se divisaient comme les artères dans toutes les parties du corps. Chez les *sauterelles*, par exemple, il trouva dans les pattes et sur les muscles des bouquets dendroïdes de ces vaisseaux qui ressemblaient beaucoup à la distribution des vaisseaux sanguins dans le corps des animaux supérieurs. Mais ce que

Agassiz n'a pas pu observer, c'étaient des anastomoses, des connexions, entre les ramifications terminales de ces vaisseaux, de manière à former un réseau dans lequel le sang pouvait se mouvoir en avant et en arrière, comme cela a lieu chez les animaux supérieurs.

Tout nouvellement, ce sont les recherches de *A. Petrunkewitsch* [21] qui nous montrent encore d'autres relations existant entre les trachées et la circulation du liquide nourricier. Il a observé dans les trachées du gésie de *Blatta* une circulation *intratrachéenne* qui progressait des petits tubes aux capillaires, aux ramifications principales de trachées suivant une ligne spirale.

Les relations observées dans les ailes des insectes et les trachées sont cependant différentes de celles que je viens de décrire. On ne trouve ici ni une circulation intratrachéenne (Petrunkewitsch), ni une circulation péritrachéenne (Blanchard).

La disposition des canaux sanguins et des trachées est telle que je l'ai représentée dans la figure 118, et telle qu'elle a été aussi soupçonnée et décrite par Redtenbacher, Adolph [1], Spuler [24] et d'autres savants qui ont étudié la morphologie des ailes d'insectes.

Dans l'aile de l'insecte parfait, les canaux sanguins sont représentés par les nervures qui sont les seules cavités se trouvant encore dans l'aile de l'insecte, après que l'union des deux membranes qui la forment est devenue parfaite. C'est peut-être le plus évident chez les *Orthoptères*. Quand nous observons une aile de *Lacusta viridis*, nous voyons se détacher sur un fond vert très clair un réseau de nervures de coloration plus foncée. Ce sont les nervures remplies de liquide nourricier. En observant l'aile d'un insecte plus jeune de la même espèce dans de la gélatine glycérinée, nous voyons que les ramifications de ce réseau vert sont pourvues de trachées qui, étant encore remplies d'air, ressortent par leur aspect brillant. Les trachées se trouvent donc dans le lumen des nervures et elles sont baignées de

sang, comme nous le voyons si nous faisons une coupe à travers une aile de sauterelle.

L'aile des Orthoptères se présente donc comme un organe si bien aéré et si bien nourri qu'il n'est pas étonnant qu'on lui ait attribué au début de sa formation phylogénétique une fonction respiratoire, et il me semble que, sous ce point de vue, il serait maintenant encore apte à cette fonction.

Dans l'aile de la larve très jeune où les nervures ne sont pas encore formées, les canaux sanguins sont représentés par un réseau de lignes plus claires englobant des cellules plus foncées. Les cellules appartiennent à l'épithélium de l'aile et en partie au corps adipeux. Au bord des canaux sanguins, les groupes de cellules sont délimités par une membrane très délicate. Les trachées que nous trouvons déjà à cette époque dans l'aile occupent les canaux et se trouvent généralement appliqués contre la paroi du canal qui les contient. Cette distribution de vaisseaux dans l'aile des Orthoptères a une ressemblance frappante avec la distribution des vaisseaux dans la feuille dicotylédone et cette analogie devient encore plus étonnante quand les cellules, au bord des vaisseaux, sont colorées en vert et que le liquide nourricier qui remplit les vaisseaux est d'un coloris pareil.

Les connexions entre les parties terminales des vaisseaux constituent un réseau dans lequel le sang peut se mouvoir en avant et en arrière, comme cela a lieu dans les animaux supérieurs; cette disposition, Agassiz l'a soupçonnée, mais n'a pas pu la voir sur les préparations qu'il avait obtenues en injectant le vaisseau dorsal des sauterelles.

A une époque plus avancée du développement, quand les membranes de l'aile commencent à se réunir, les canaux sanguins se distinguent par un épithélium très bien caractérisé, tandis que les cellules sur les autres parties de l'aile ont perdu leur noyau et sont plus ou moins chitinisées (fig. 118). Les cellules de l'épithélium sur le bord

des canaux sont au contraire très distinctes et remplies de pigment. Dans les petits canaux, les cellules épithéliales se réduisent cependant parfois aussi et la membrane de l'aile reste alors inpigmentée, quoique ce soient très souvent (Éphémerines) les cellules des canaux transversaux qui accumulent le plus de pigment. Les relations entre les nervures et le système circulatoire et respiratoire des ailes que je viens de décrire pour les *Orthoptères* sont analogues chez les *Névroptères*, les *Hémiptères Homoptères*, les *Diptères* et les *Lépidoptères*. C'est-à-dire que dans tous ces groupes d'insectes, *les nervures des ailes représentent en premier lieu la voie par où le sang et l'air pénètrent dans les parties les plus distales des ailes*. Cependant on rencontre des différences dans la manière dont le réseau des canaux se développe et se différencie. Nous avons vu que chez les Orthoptères, les nervures se présentaient dans l'aile de la larve encore peu développée sous l'aspect de canaux qui entourent des groupements de cellules. Ces canaux étaient transformés en nervures à mesure que les cellules du corps adipeux disparaissaient et que les membranes de l'aile se rapprochaient l'une de l'autre. L'union des deux membranes conduisait partout où elle avait lieu à la réduction des cellules épithéliales ou bien cette métamorphose régressive des cellules amenait la fusion des deux membranes. Mais les cellules qui entouraient les canaux conservaient leur apparence normale et étaient caractérisées par la tendance d'accumuler du pigment (Pl. XXVII, fig, 7, 8). *Ce sont elles qui représentent les éléments pigmentés des ailes d'Orthoptères et de Névroptères planipennia.*

Le système des nervures chez l'insecte parfait des *Orthoptères* et des *Névroptères planipennia* correspond dans toutes ses parties essentielles au système des canaux que nous observons chez la larve; les deux réseaux de vaisseaux sont à peu près analogues, surtout si nous les comparons aux rapports existant entre les systèmes de nervures lar-

vales et parfaits chez le reste des insectes où le nombre des nervures se réduit considérablement dans l'insecte parfait.

Parmi les *Névroptères*, se sont les *Phryganéides* qui représentent un type transitoire ; mais chez les *Papillons*, la réduction du système primaire est encore plus parfaite. Il me semble que, jusqu'alors, ces points de vue ont été très peu discutés. Je ne connais pas un travail qui insiste sur la grande différence existant entre les systèmes circulatoires et respiratoires de la chrysalide et du papillon.

La première fois que la pensée me vint que le système des nervures des papillons était probablement précédé par un système réticulaire, ce fut en examinant une chrysalide de *P. podalirius*. Sur l'enveloppe d'un grand nombre de chrysalides, la disposition des nervures de l'insecte parfait est donnée par des lignes plus ou moins en relief. Chez *P. podalirius*, nous voyons, outre les traces des nervures persistantes dans l'insecte parfait, *un grand nombre d'élévations semblables qui croisent les nervures longitudinales en formant avec elles un réseau très distinct* (fig. 115). Bien plus : sur le bord latéral de l'aile, nous observons des bouts de nervures longitudinales formant les bissectrices des espaces internervuraux. En ne considérant que la disposition de ce réseau en relief, on dirait voir l'aile d'une Éphémerine. Dans l'insecte parfait, cependant, il n'y a que les ramifications longitudinales principales et les nervures discocellulaires qui se conservent. Les traces du reste des jonctions sont complètement effacées. A l'époque, pourtant, où l'enveloppe de la chrysalide se forme, les conditions dans l'aile sont les mêmes aux places où les nervures longitudinales et transversales tracent leurs reliefs. Nous trouvons alors une disposition de nervures en forme de réseau semblable à ceux qu'on observe chez les insectes parfaits des groupes plus primitifs. Nous trouvons une disposition de canaux sanguins toute semblable chez les *Vanesses* (fig. 112), et l'étude par le microscope nous fait voir des

conditions histologiques toutes analogues à celles des *larves d'Orthoptères* (fig. 111, 113, 114). La membrane qui entoure les canaux se forme de la même manière et la disposition des trachées au-dedans des canaux est analogue à ce que nous avons noté chez les représentants des groupes plus primitifs. Chez *P. podalirius* ainsi que chez *Vanessa io* et *prorsa*, le nombre des canaux transversaux augmente sur le bord latéral de l'aile, et il est probable que l'agrandissement de la surface exige ce réseau plus serré. Chez *P. podalirius*, les canaux de ce réseau primitif sont bien mieux développés que chez les *Vanesses* où ce ne sont que les ramifications principales qui impriment leurs traces à l'enveloppe de la chrysalide. Cette analogie entre le système circulatoire et respiratoire des insectes des différents groupes nous autorise à dire *que chez tous les insectes, le système circulatoire se développe sur une base commune à tous et que ses rapports avec le système respiratoire sont les plus évidents*. Ce sont donc les nervures qui représentent les vaisseaux sanguins et qui permettent au liquide nourricier de circuler dans l'aile, tandis que les trachées qui se trouvent dans les canaux et qui les accompagnent jusque dans les plus fines ramifications les pourvoient de l'oxygène nécessaire pour l'oxydation du sang.

Dans la seconde partie de ce mémoire nous avons montré combien le dessin des *Névroptères*, *Orthoptères*, *Hémiptères Homoptères*, et des *Diptères* dépendait de la disposition des nervures. Nous avons fait remarquer que les nervures transversales étaient plus particulièrement disposées à se colorer que les nervures longitudinales. Dans la première partie de ce travail qui traite exclusivement du dessin des Papillons j'ai fait des observations semblables, mais il a été plus difficile de rapporter les bandes et les taches qui se présentaient à des nervures transversales, puisque celles-ci étaient presque toutes réduites à l'exception des nervures discocellulaires. Sachant que le système des nervures du papillon est précédé par un autre beaucoup plus compliqué,

par un groupement de canaux sanguins en forme de réseau comme nous le trouvons chez les insectes parfaits appartenant à des groupes plus primitifs, il sera moins difficile de déterminer les rapports existant entre le dessin et ce système de nervure primitif, comme nous l'avons fait chez les autres insectes.

Chez les *Ephémerines*, nous avons vu que l'aile n'était jamais colorée aux places où les nervures transversales avaient disparu et nous en avons conclu que l'apparition des bandelettes était en dépendance directe des nervures transversales. Chez les *Cicadines*, à notre grande surprise, un grand nombre de formes existent qui sont pigmentées là où également les nervures transversales ont disparu... Ce phénomène semble être contradictoire à ce qui a été observé chez les Ephémerines et d'autres insectes.

Cependant, en examinant de plus près, nous verrons que malgré cela nous pouvons soutenir les conséquences tirées du dessin des Ephémérines. Chez les Cicadines, nous trouvons, à toutes les places où une bande apparaît, des petits plis dans la membrane de l'aile et si nous comparons ces formes avec d'autres (les Fulgurines) où des nervures transversales sont conservées chez l'insecte parfait, nous pouvons nous persuader que les plis sont des restes de nervures transversales. *Des bandes ou des caractères quelconques du dessin se trouvent donc aussi à des places où une nervure a été réduite. Le dessin nous indique alors les endroits où des nervures avaient existé à une époque plus reculée du développement.*

Ce que nous rencontrons chez les ailes du papillon est bien moins propre à prouver des relations pareilles à celles trouvées chez les Cicadines. Là, les plis les plus faibles annonçaient la réduction d'une nervure; ici ce point d'appui nous manque ordinairement. A l'exception des nervures discocellulaires et de quelques très petites jonctions que j'ai fait remarquer pour *Tonosoma linearia*, *Abraxas grossulariata*, etc., tout le système des nervures transversales semble réduit et cependant nous voyons que ce sont justement les

dessins longitudinaux, qui correspondraient aux nervures transversales, qui sont les plus nombreux parmi les Lépidoptères. S'il y avait un seul papillon où la disposition des nervures primitives laissât ses traces dans l'insecte parfait, si les rapports du dessin avec les nervures pouvaient être observés sans que les erreurs d'un examen subtil des transformations du réseau des nervures troublent notre jugement, nous pourrions trancher la question qui nous occupe et qui a été déjà étudiée pour les autres insectes.

Le seul papillon qui réponde en quelque sorte à notre idéal, c'est le *P. podalirius* (fig. 115). Je viens de dire dans ce qui précède *que l'enveloppe de la chrysalide de ce Lépidoptère porte un réseau de lignes en relief correspondant au réseau des canaux sanguins qui se trouvent dans l'aile de l'insecte au moment où il se transforme en chrysalide*, c'est-à-dire où l'enveloppe est formée. Cette enveloppe est quelquefois très peu pigmentée et nous voyons alors aussitôt que les couleurs paraissent la disposition primitive des bandes. La fig. 115 donne les relations de ce dessin avec le système de canaux chez un papillon qui n'est pas encore tout à fait pigmenté. Nous voyons en effet que les écailles pigmentées n'apparaissent point au milieu des mailles du réseau, mais qu'elles apparaissent au contraire toujours *au bord des nervures transversales et que les bandes se forment tout le long de ces nervures*. Peu à peu seulement la coloration s'étend sur tout l'espace entre deux rangées de nervures, ce qui conduit alors souvent à la fusion des bandelettes primitives. Nous voyons cependant qu'il y a aussi des rangées de nervures transversales non pigmentées, que certaines régions de l'aile pourvues de nervures transversales sont plus favorisées quant à la pigmentation que les autres. Chez *P. podalirius*, ce sont *quatre régions* où la coloration se concentre et où les bandelettes primitives tendent à se fondre.

Sur le bord interne de l'aile, ces régions sont sur une même

ligne avec les rainures ou plutôt sur le bord des rainures formées par la jonction des premiers anneaux abdominaux. Quand la chrysalide est encore molle, nous pouvons observer si nous la dérangeons et si elle fait des mouvements avec son abdomen que les ailes sont pliées suivant les lignes décrites par les jonctions des anneaux. *Je me demande si ces enfoncements qui sont à observer chez un nombre de chrysalides*, aussi quand elles restent tranquilles, *ont influence sur la circulation des liquides nourriciers*. Très souvent, nous observons, en effet, sur l'enveloppe de la chrysalide un relief bien déterminé dont les parties déprimées correspondent généralement aux jonctions des anneaux. *Chez les Bombycides, les relations de ce relief avec la formation de larges bandes secondaires sont tout à fait évidentes*. Regardons par exemple une chrysalide de *Bombyx lanestris* ou de *Gastropacha quercus*. En fig. 109, 125, 126, j'ai représenté une chrysalide du premier. Nous voyons sur l'enveloppe des ailes trois parties plus foncées qui représentent des enfoncements peu profonds. Ces lignes correspondent aux jonctions des anneaux abdominaux qui sont faciles à reconnaître à travers l'enveloppe encore tout à fait transparente. La différence en couleur de ces stries provient des canaux sanguins remplis de liquide nourricier qui se trouvent à cette place dans l'abdomen pour se joindre au vaisseau dorsal. L'entourage, c'est-à-dire les régions en relief, est de couleur blanche jaunâtre par les cellules du corps adipeux qui y sont amassées. Quand nous comparons les enfoncements aux anneaux, nous trouvons que le premier est parallèle au bord latéral de l'aile et se trouve entre les anneaux trois et quatre. Les deux suivants moins profonds sont situés entre deux et trois et un, et se réunissent près de l'ouverture de la cellule discoïdale. Si nous comparons maintenant le relief des ailes de la jeune chrysalide au dessin du papillon, nous voyons que la première ligne en creux se trouve à la même place où nous observons chez le papillon une étroite bande blanche,

l'intermédiaire entre III et IV et au point d'union de deux et trois, la tache blanche à l'ouverture de la cellule. *Les bandes foncées apparaîtraient donc sur les bords des renfoncements*. Chez *G. quercus*, ces relations du relief de l'aile de la chrysalide avec le dessin ne sont pas moins apparentes et chez *Saturnia pavoina* (fig. 117), l'enveloppe de la chrysalide a un relief tout à fait extraordinaire à la place où l'œil apparaîtra plus tard. Il me semble très probable que la formation des larges bandes secondaires sont toujours en rapport avec un relief plus ou moins apparent et il est évident que la circulation doit être influencée par la distribution des enfoncements et des élévations.

Nous avons vu que la disposition du dessin primitif est causée chez tous les insectes par les nervures transversales. Le dessin ne peut donc être que parallèle à l'axe du corps, il ne peut être qu'un *dessin longitudinal* (Eimer). Les bandes secondaires, elles aussi, d'abord en connexion avec des nervures transversales en se fusionnant en certaines parties du corps plutôt qu'à d'autres, pour les raisons que je viens de nommer, ne peuvent avoir de même qu'un *cours longitudinal*.

J'ai déjà dit que *P. podalirius* était le seul papillon que je connaisse chez lequel le réseau des canaux sanguins primaires laisse ses traces sur l'enveloppe de la chrysalide. Chez les autres papillons, ce ne sont que les nervures qui traversent l'aile dans toute sa longueur et les nervures discocellulaires qui se montrent en relief. Je pense que cette différence provient de ce que, chez *P. podalirius*, le système sanguin primitif est développé aussi bien à la surface qu'à l'envers de l'aile. Ceci ne peut pas être dit pour les *Vanesses*, où les canaux à l'envers des ailes sont toujours mieux démarqués que ceux à la surface, surtout chez *V. io*. Il me paraît vraisemblable que la prédominance des canaux à l'envers des ailes a produit chez les *Vanesses* le dessin très caractéristique de cette partie des ailes (fig. 31-40). Nous observons, à une époque assez avancée du développement, des systèmes de rangées se composant d'écailles noires qui nous

rappellent, dans leur disposition, beaucoup le réseau de canaux sanguins primitif. Quelques-unes de ces lignes sont plus marquées que les autres et celles-ci correspondent aux bandes ou à des parties de bandes appartenant à la surface de l'aile. *Eimer* a cru voir dans ce dessin en partie réticulé, un caractère très avancé de l'ornementation, et l'étude de l'ontogenèse du dessin semble aussi vérifier cette hypothèse. mais si nous rapportons les caractères en question aux réseaux sanguins primitifs, le dessin nous apparaît au contraire comme un des plus primitifs.

Quelques types de dessins que nous observons parmi les Lépidoptères prennent leur origine *au bord des nervures longitudinales.* Eimer a appelé les dessins qui sont disposés dans ce sens, c'est-à-dire qui sont perpendiculaires à l'axe du corps : bandes transversales. Il est très rare que des bandes transversales se montrent dès la première apparition du dessin pendant l'ontogenèse. Il arrive bien plus souvent qu'après un dessin longitudinal les écailles foncées s'étendent le long des nervures longitudinales. Si les bandes primitives sont très courtes ou bien réduites à des taches le dessin devient plus ou moins distinctement transversal; si les bandes longitudinales sont continues, il formera un réseau foncé. Cependant nous rencontrons chez certains groupes de papillons, surtout parmi les *Danaïdes*, des dessins transversaux qui font l'impression d'être bien plus primitifs. Dans ces cas, aussi, le dessin transversal a-t-il été précédé par un dessin longitudinal? *Eimer* croit devoir l'admettre; en tout cas, le dessin présent est en rapport avec les nervures longitudinales. En décrivant l'ontogenèse du dessin de *Th. polyxena* j'ai noté qu'à une époque assez reculée du développement, apparaissaient des rangées d'écailles rouge carmin au dessus des trachées qui traversent la cellule et en même temps nous observons que les nervures du bord latéral étaient bordées d'écailles jaune orangé. Ce dessin, appartenant à la surface inférieure des ailes, précédait chez *Th. polyxena* l'apparition du dessin noir.

Nous trouvons un dessin noir semblable chez *P. xuthus L.*; il est aussi, là, plus net à l'envers des ailes et beaucoup de papillons que, jusqu'alors, l'on croyait copier les *Danaïdes* (mimétisme) sont caractérisés par une disposition du dessin toute analogue, en relation apparente avec la disposition des nervures longitudinales. Un des dessins transversaux des plus nets est représenté par la *Danaïde Hestia idea* et surtout chez tous les papillons que Eimer a compris dans son « *Lyra typus* ». Parmi ceux-ci *Methonella cæcilia* Cram. me paraît être le type le plus caractéristique. Chez *Hestia idea* aussi bien que chez *Methonella cæcilia*, ce ne sont pas seulement les nervures présentes dans l'aile de l'insecte parfait et les trachées qui traversent la cellule réduites dans la dernière époque de la vie chrysalidaire qui sont garnies d'écailles colorées; nous trouvons aussi qu'une seconde série de bandes de même constitution apparaît sur les bissectrices des espaces internervuraux, malgré que nous n'observions là ni nervures ni trachées. Des plis fins nous rappellent parfois des relations pareilles chez les *Cicadines*, mais se rapportant là aux bandelettes longitudinales.

Nous avons vu que sur les ailes de ces dernières, les bandelettes bordaient également des plis plus ou moins profonds qui se présentaient comme des restes de nervures tranversales. *Nous examinerons donc en premier lieu si, à la place de la bissectrice des espaces internervuraux de l'aile du papillon, se trouve primitivement une trachée ou un canal sanguin.* En recherchant parmi les différentes familles des Lépidoptères, en considérant le cours des trachées dans l'aile de la chrysalide jeune, nous trouverons en effet que l'un ou l'autre de ces espaces internervuraux est très souvent partagé en deux parties presque égales par une trachée disparue dans l'aile de l'insecte parfait. On rencontre, par exemple, chez tous les papillons qui, jusqu'alors, ont été à ma disposition, une trachée bissectrice dans le second espace internervural compté du bord interne au bord externe. Nous en trouvons ensuite chez les chrysalides de *Tonosoma linearia*, *Abraxas*

grossulariata et de *Eupithecia tamarisciata* dans l'espace internervural 4 représentant un prolongement de la trachée traversant la cellule. Chez les deux papillons nommés en dernier lieu, la trachée est même conservée, du moins dans sa partie distale par l'insecte parfait, comme c'est aussi le cas chez la plus part des *Rhopalocères*. Quand cette nervure est réduite comme nous pouvons le voir chez *Dinia auge*, elle représente une ligne un peu concave, enfoncée très peu, qui, chez l'insecte nommé, est gris clair. La trachée, dans l'avant-dernier espace internervural, laisse une trace pareille. Cependant quand nous examinons encore de plus près, nous nous apercevons tout de suite que *toutes les bissectrices des espaces portent, d'une manière plus ou moins apparente, les mêmes traces de trachées réduites*. Nous ne nous trompons donc pas en admettant, comme Aldoph et d'autres l'ont déjà fait, *qu'à une certaine époque de leur développement phylogénétique, les papillons étaient pourvus d'un autre système de nervures qui se trouvait entre les nervures qui persistent dans les formes de nos jours.*

Les plis bissectrices sont en effet identiques aux « *Concavadern* » des auteurs. Aldolph cependant croit que les « *Concavadern* » ne peuvent pas être homologuées aux nervures qui persistent chez l'insecte parfait, que les deux formes de nervures, les concaves et les convexes se formaient d'une manière toute différente. Les nervures concaves se forment, d'après lui, autour des trachées primitives que nous trouvons dans l'aile au commencement de son développement et elles sont caractérisées dans l'aile de l'insecte parfait par un amincissement de la membrane de l'aile. Aux places où se trouvent les nervures convexes, la membrane de l'aile devient au contraire plus épaisse et ce ne sont pas des trachées mais des bandelettes chitineuses (Chitinleisten) qui se trouvent primitivement à la place où la nervure convexe apparaît plus tard. Aldoph croit que des trachées et des canaux sanguins ne pénètrent que secondairement dans la cavité de la nervure convexe. Cette théorie a été acceptée par *Redtenbacher*,

mais non par *Spuler*, qui ne peut pas trouver des différences essentielles entre les nervures des ailes des Lépidoptères. Mes recherches confirment les opinions de Spuler. Comme je viens de dire, toutes les nervures qui persistent dans l'aile du papillon sont primitivement des canaux sanguins pourvus de trachées. Nous ne pouvons pas trouver de différence à son origine, entre la nervure qui forme la bissectrice de l'avant-dernier espace internervural qui, généralement réduite plus tard, représente une nervure concave et les nervures voisines persistant dans l'insecte parfait. Chez *V. io* et *prorsa* nous trouvons après que la chrysalide s'est formée que, outre ce canal dans l'avant-dernier espace internervural, les bissectrices de divers autres espaces sont également représentées par un canal qui ne diffère que par ses plus petites dimensions des canaux nervuraux. Ce canal relie alors les branches transversales du réseau des vaisseaux sanguins et est de différente longueur.

Parfois il se continue jusqu'à la base des espaces internervuraux ; parfois nous ne le voyons que dans l'étendue de quelques mailles du réseau ; généralement alors sur les parties latérales des ailes, comme nous l'observerons sur l'enveloppe de *P. podalirius*, c'est le commencement de six bissectrices qui est très nettement tracé. La morphologie de ces restes de canaux nous montre que nous avons évidemment affaire à des formations analogues aux nervures, seulement que leur développement parfait appartient à une époque de la phylogenèse bien plus reculée. Parfois cependant ces nervures réduites trahissent leur présence par des restes de trachées aussi chez l'insecte parfait, ou bien par un petit pli dans la membrane de l'aile ; plus souvent encore par des restes de pigmentation. En outre des papillons où les bissectrices sont colorées dans toute leur longueur, nous en trouvons un grand nombre de formes où les mêmes places des ailes sont ornées de taches ou de traits plus ou moins longs. Les taches peuvent être impaires ; elles sont alors situées sur les bissectrices, ou bien elles sont au

nombre de deux, une placée de chaque côté des plis. Les stries colorées forment parfois un angle pointu avec la bissectrice.

Ces dessins se trouvent presque toujours sur le bord latéral des ailes et nous observons souvent que des dessins analogues, mais plus étendus occupent les extrémités des nervures. *A. G. Mayer* et avant lui *Scudder* et *Bateson* avaient constaté que ces dessins étaient en certaines relations avec des plis dans la membrane des ailes; mais la grande ressemblance de ces dessins sur la bissectrice avec ceux que l'on trouve sur les nervures ou à leur bord doit faire surgir la pensée qu'il y avait des causes analogues au moment de formation de ces dessins. Et en effet, l'existence chez les Lépidoptères de canaux sanguins tout à fait homologues aux nervures à une époque très reculée prouve que cette idée est juste. C'est aux extrémités des canaux sanguins qui traversaient primitivement les espaces internervuraux que se forment les dessins semblables à ceux que nous trouvons aux bouts des nervures. Il ne me semble pas surprenant que ces dessins se trouvent de préférence sur les extrémités des canaux ou nervures, en considérant qu'aussi chez les Orthoptères les pigmentations se trouvent très souvent seulement sur les places où les nervures se croisent. Chez les Papillons (fig. 112, 113) les canaux longitudinaux débouchent dans un canal latéral et c'est pour cela que les terminaisons des canaux se montrent généralement plus disposées à la pigmentation que les autres régions de l'aile. Chez quelques papillons nous trouvons deux rangées parallèles de taches sur la région latérale des ailes. Ces taches qui occupent ainsi la bissectrice, sont très souvent reliées par des plis de la membrane de l'aile, c'est-à-dire que les taches qui se trouvent dans le même espace internervural sont situées de manière à ce que chacune occupe une extrémité du pli. Dans tous ces cas, les canaux sanguins dans la chrysalide seront réduits à un petit bout représenté par le plis et ordinairement la tache se trouvera

à la place d'une bande longitudinale ou sera le reste d'une bande, car c'est généralement aux points où les canaux sanguins se croisent que leur cours est interrompu, ce que Redtenbacher et Adolph ont déjà observé. Les différentes formes des *Argynnis* nous montrent très nettement comment une transformation pareille de bandes longitudinales en rangées de taches peut avoir lieu. Partout nous voyons que les taches sur les bords latéraux des ailes se trouvent sur les bissectrices des espaces internervuraux, sur la place où les conditions pour la formation du pigment sont les meilleures.

De ce que les dessins apparaissent plus sur les canaux bissecteurs que sur les nervures il me semble prouvé que la production des lamelles chitineuses, qui est la fonction des épithéliums des nervures, empêche la précipitation de la substance colorante. Et comme la chitine est toujours plus forte dans les nervures longitudinales, il est facile de comprendre que les nervures transversales chez les Orthoptères et les autres insectes sont plus souvent et plus fortement pigmentées que les nervures longitudinales. La coupe représentée en fig. 122 à travers de l'aile d'une éphémérine montre la différence entre la pigmentation des cellules cylindriques, qui se différencient en nervures, et les cellules plates qui sont moins aptes à cette fonction.

Cela nous conduirait trop loin si je voulais analyser toutes les formes de dessins que nous rencontrons chez les Papillons. Je me suis bornée aux plus typiques, aux dessins longitudinaux, transversaux, se composant de bandes et de taches.

En résumé, nous pouvons dire : *Les dessins principaux des Lépidoptères peuvent être rapportés aux cours des canaux sanguins primitifs qui se trouvent dans l'aile et qui apparaissent le plus nettement au moment où la chenille se transforme en chrysalide.*

Les ornementations des Lépidoptères suivent, dans leurs dispositions, les mêmes règles que nous avons pu constater

en étudiant à ce point de vue le dessin des *Orthoptères*, *Névroptères*, *Hémiptères Homoptères* et des *Diptères*. Ces règles sont les suivantes : La matière colorante apparaît de préférence sur ou à côté des nervures transversales. Ce phénomène est cause que les dessins longitudinaux (*Eimer*) prévalent chez tous les insectes et, comme chez les formes les plus anciennes, les nervures transversales, par exemple chez les *Ephémérines*, paraissent en rangées continues du bord antérieur de l'aile au bord interne, il n'est pas étrange que nous trouvions primitivement des bandelettes pigmentées qui traversent l'aile d'un bord à l'autre. Chez les papillons la tendance à former des dessins longitudinaux est encore augmentée par la disposition des écailles en rangées longitudinales. La fusion des bandelettes primitives qui se produit dans l'ontogenèse et dans la phylogenèse des insectes et surtout des papillons, dans des régions toutes déterminées de l'aile, est probablement en rapport avec la formation de lacunes sanguines avec un relief sur l'enveloppe de la chrysalide. Les *Bombycides* montrent ces relations le plus nettement. Ici c'est même la fusion des bandes qui peut être rapportée à la fusion des canaux et cette manière de voir explique aussi pourquoi la forme des ailes a beaucoup d'influence sur le cours des bandes.

Chez tous les insectes, ce sont les places où deux canaux sanguins se croisent qui restent pigmentées, même quand le reste des bandes ou bandelettes se réduit complètement. De cette manière nous notons la formation de rangées de taches et ce sont des papillons du genre *Argynnis* qui nous en donnent les meilleurs exemples. Les rangées de taches au bord latéral de l'aile tombent toujours sur la bissectrice des espaces internervuraux ceux sur les nervures conservées de l'insecte parfait. La bissectrice représente primitivement un canal sanguin comme les nervures, et se trouve souvent caractérisée, chez le Papillon par un pli fin dans la membrane de l'aile.

L'ontogenèse de *Drepana falcataria* nous montre que les

taches qui se forment sur les bissectrices et sur les nervures peuvent, en se fusionnant, conduire à la formation de bandes longitudinales.

Le dessin des insectes est donc en relation évidente avec leur système circulatoire et respiratoire, car nous avons montré que les canaux sanguins contenaient partout aussi des trachées. Cependant ce ne sont pas tous les vaisseaux qui favorisent la production du pigment de la même manière, les vaisseaux transversaux se montrent plus aptes à cette fonction que les longitudinaux, ce qui est peut-être causé par la production de la chitine, qui est plus forte dans les canaux longitudinaux que dans les canaux transversaux.

Nous pouvons conclure : *qu'il n'y a pas de différence principale entre les conditions morphologiques causant le dessin des Hirudinées, des Mollusques ou bien des Vertébrés. Partout les phénomènes de l'ornementation sont en rapport étroit avec les organes qui sont les voies de l'assimilation et de la désassimilation.*

II. — *Les causes physiologiques du dessin et des couleurs des insectes* (Pl. XIX-XX).

Les questions que nous nous poserons dans ce chapitre seront les suivantes : Quelle est l'origine des couleurs qui, tantôt sombres et monotones, tantôt claires et pleines d'éclat, apparaissent en disposition variable dans l'ornementation des insectes? Où se forment-elles? par quelle voie sont-elles transportées dans les ailes et arrivent-elles dans les écailles? quelle est leur nature chimique? quel est leur rôle physiologique dans la chenille, la chrysalide et l'insecte parfait? sont-elles déjà contenues dans l'œuf ou se forment-elles seulement après l'éclosion? Diverses tentatives ont été faites pour arriver à la solution de ces problèmes, tentatives qui n'ont pas encore réussi à trancher la question, ce qui n'est pas trop étonnant, si nous considérons que les connaissances

que nous avons de la physiologie des couleurs animales sont encore en général très restreintes. Il y a que peu d'années que Ehrmann a rendu probable par ses recherches embryologiques que les couleurs foncées (melanotische Pigmente) des vertébrés dérivent de l'*hémoglobine*. D'après son opinion, ce sont des globules sanguins qui périssent et qui transmettent leur hémoglobine au liquide intercellulaire (*Gewebsflüssigkeit*). De là les mélanoblastes reçoivent la matière colorante qu'ils transforment en pigment foncé. Plus avancée est notre connaissance des substances parentes de l'acide urique des *Xanthines*, surtout de la *Guanine*, matière colorante blanche ou jaune qui joue un rôle dans l'ornementation des Poissons et des Amphibies. Dans les plumes des Oiseaux, un grand nombre de pigments de différente constitution chimique ont été découverts, mais nous savons encore peu de chose sur leurs dérivés et sur leur formation.

L'étude des couleurs des invertébrés est encore moins avancée. Dans la carapace des crustacés on a trouvé (*Mac Mun*) un pigment rouge la *tétronérythrine* qui d'abord a été observé chez les *étrao Turogallus* et *tétrix* dans les taches rouges au dessus des yeux. La découverte de la *tétronérythrine* a été faite par Wurm. A côté de ce pigment rouge, une matière colorante bleue la *cyanokrystalline* a été trouvée chez les crustacés ; elle est caractérisée par la faculté de changer sa couleur en rouge au contact de l'eau bouillante ou des acides. Mes recherches bibliographiques ne m'ont pas fait connaître si la cyanokrystalline a quelques rapports avec la substance bleue qui a été trouvée dans le sang des crustacés et qu'on a appelée *hémocyanine*. Cette substance, qui joue le même rôle, dans le sang des crustacés, que l'hémoglobine chez les vertébrés, existe sous deux états : réduite, elle est incolore ; oxydée, elle est colorée en bleu foncé. L'hémocyanine a été obtenue pour la première fois par Frédéricq [**10** a, **b**] du sang des *Poulpes* où elle sert aussi de véhicule à l'oxygène. Merjékowsky attribue cette

même fonction à un pigment *rouge* (*zooérythrine*) qu'il a trouvé *dans l'épiderme chez une foule d'invertébrés* et qui est identique à la *tétraonérythrine* de Wurm.

Les couleurs des *Lépidoptères* ont été étudiées principalement au point de vue de leur nature chimique et physique. Les recherches de F. H. *Perry*, *Coste* [5], *Hopkins* [**16**] et *Urech* [**29**] ont montré qu'on peut diviser les couleurs en deux groupes : *les couleurs causées par une substance colorante et celles produites par des phénomènes optiques, par l'interférence et la réfraction*. Les deux groupes sont reliés par des formes qui présentent des phénomènes optiques sur des écailles pigmentées. Au point de vue physiologique, ce sont surtout les résultats des recherches chimiques qui nous intéressent. *Hopkins* trouva dans les ailes de *Rhodocera rhamni* un pigment qui était soluble dans de l'eau et est un dérivé de l'acide urique. Hopkins donna à cette modification le nom de *lépidoptic acid* et croit qu'un grand nombre de papillons doivent leur couleur jaune à cette même substance. *A. B. Griffths* [**12**] a fait des recherches pour analyser le *pigment vert* qui se trouve dans les ailes des Lépidoptères et d'autres groupes d'insectes et a établi la formule empirique $C^{11}H^{10}Ag^{2}N^{8}O^{10}$. Après avoir fait bouillir ce pigment plus longtemps dans de l'acide azotique, Griffths a observé sa transformation en acide urique. Cette substance a été appelée *Lépidopteric acid*. *Coste et F. H. Perry* dans leurs recherches essayent tout d'abord d'établir une distinction nette entre les couleurs résultant de phénomènes optiques et celles qui ont une substance chimique à laquelle elles doivent leur apparence. Il opéra de manière à obtenir une solution des couleurs en plongeant l'aile entière dans les acides ou les alcalis. Les écailles qui ne donnaient pas de solution pigmentée, et qui ne changeaient pas leur apparence, ou qui la changeaient seulement après une déchirure de la membrane de l'écaille, étaient placées dans le groupe de couleurs physiques. Il trouva que ce dernier groupe se compo-

sait surtout d'écailles d'apparence *noire*, *blanche*, *bleue* et *verte*. Les couleurs *jaunes* et *brun marron* présentaient trois degrés de solubilité. Les tons très clairs se dissolvaient le plus facilement dans les acides. Plus difficile fut d'obtenir une solution du jaune foncé et tout à fait impossible d'en obtenir une du jaune du troisième ordre. *Coste croit que les trois formes de couleur jaune dérivent l'une de l'autre*. Quant au rouge, il trouva que l'action des acides ne produisait pas de solution, mais que la couleur se transformait en jaune sans pourtant donner une solution pareille. Si on avait agi sur la couleur rouge avec de l'acide azotique, le jaune était permanent, c'est-à-dire qu'une transformation en rouge n'avait plus lieu si l'acide était aussi neutralisé.

Avec tous les autres acides, au contraire, une réversion pareille était à constater aussitôt qu'une neutralisation paralysait l'action de l'acide. Les couleurs brunes ressemblaient dans leurs caractères chimiques beaucoup aux couleurs jaunes et là aussi, *Coste* est d'avis que les couleurs de moins grande solubilité sont dérivées de celles qui se dissolvent plus facilement.

Des recherches semblables à celles de Coste, et, il me semble, encore plus exactes, ont été faites par *F. Urech*. Les résultats qu'il a obtenus sont dans les points essentiels presque les mêmes que ceux que nous venons d'analyser. Pour éclairer le phénomène que les couleurs dans la chrysalide deviennent successivement plus sombres et qu'elles se dissolvent moins facilement, à mesure que leur ton s'assombrit, *Urech* nous rappelle une analogie dans le groupe des amidobenzols qui montre que, avec la condensation de la molécule qui constitue la matière colorante, avec la multiplication d'un radical ou du substituant, la couleur devient plus foncée et plus constante. Pour donner un exemple, je donnerai la formule du monoamidobenzol :

$C^{12}H^{9}N^{2}(NH^{2})$ la substance est jaune et très peu constante ;

vient le diamidobenzol :

$C^{12}H^{8}N^{2}(NH^{2})^{2}$ la substance est orange et assez constante ;

suit le triamidobenzol :

$C^{12}H^{7}N^{2}(NH^{2})^{3}$ la substance est brune et très constante ;

Urech croit qu'une loi physico-chimique analogue est la cause que chez les Lépidoptères une évolution des couleurs toute définie est à observer, passant des tons primitifs verdâtres ou jaunâtres aux plus élevés rouges, brun noir, verts, et il est très probable qu'il s'agit d'une substance appartenant au groupe de l'acide urique.

Depuis les travaux de Urech, rien n'a paru qui aurait pu approfondir notre connaissance de la nature chimique des couleurs d'insectes et j'en arrive à citer quelques opinions qui ont été formulées sur la provenance et sur le rôle physiologique des couleurs.

Les uns admettent des rapports plus directs entre les matières colorantes qui se trouvent dans la nourriture des insectes (c'est-à-dire de la nourriture des chenilles) et les couleurs qui apparaissent dans les formations de leur épiderme chez la larve ou chez l'insecte parfait. Les autres regardent les couleurs comme des produits de l'assimilation et de la désassimilation, c'est-à-dire comme des produits animaux. Les résultats de Hopkins, de Griffths, de Coste et de Urech, qui tous ont obtenu la réaction du murexide pour certaines couleurs chez les Piérides, semblent parler en faveur de la façon de voir citée en second lieu. Et déjà, en 1862, *Fabre* [9] nous a dit dans un travail très intéressant que la peau des larves de beaucoup d'insectes joue un rôle très important comme *lieu de dépôt des excrets*. Fabre a obtenu, chez différentes chenilles, la réaction du murexide aux places où se trouvaient des taches rouges et jaunes.

Cependant *Poulton* [22] a montré, du moins pour les chenilles, que les pigments de leur épiderme dérivaient en grande partie de la *chlorophylle*, de la *xanthophylle* et de

l'*étioline*. Pour une de ces expériences, Poulton se servit de chenilles de *Agrotis pronuba* qu'il éleva à l'abri de la lumière en trois groupes. Le premier fut nourri avec des feuilles vertes, le second avec des feuilles étiolées jaunes et le troisième avec les nervures blanches de feuilles de chou. Les résultats de cette expérience étaient les suivants : Les chenilles des deux premiers groupes formèrent leurs couleurs vertes et brunes normales; mais celles appartenant au troisième n'étaient pas en état de produire les couleurs vertes et brunes, sans pourtant que la couleur foncée superficielle de la cuticule fût changée. Poulton conclut du résultat de cette expérience que *les chenilles sont en état de transformer également la chlorophylle et l'étioline en pigment de leur épiderme*, qu'il ne se forme pas de couleurs, si la nourriture fait défaut de l'une ou de l'autre substance. *Leydig* [18] et d'autres savants soutiennent que le sang de couleur verte qui se rencontre surtout chez les larves d'insectes contient de *la chlorophylle en solution* et le même colorant doit se trouver dans les ailes des *sauterelles vertes* (*L. viridis*) et de *chrysopa*. Chez cette dernière, on a observé qu'elle changeait sa couleur en rouge à mesure que la température baissait et qu'elle redevenait verte quand il faisait de nouveau plus chaud. Leydig observa aussi qu'au mois de septembre, la couleur de l'aile d'une *Locusta viridis* s'était transformée en brun jaunâtre, changement de couleur qui ressemble beaucoup à ce que nous observons chez les plantes. L'analyse spectroscopique du sang des insectes verts, et, comme Poulton l'a prouvé aussi, d'un grand nombre de Papillons, justifie l'opinion que la chlorophylle est contenue en solution dans le liquide nourricier de ces insectes; le spectre qu'il nous donne est même *plus semblable au spectre de la chlorophylle pure*, *que celui donné par sa solution alcoolique*.

Je ne connais cependant pas de recherches qui aient prouvé ou seulement laissé soupçonner la présence de la chlorophylle ou d'un de ces dérivés dans les écailles des

papillons, quoique *A. G. Mayer* [23a] attribue aux substances contenues dans le sang des chrysalides une grande influence sur la coloration des ailes. Mayer veut avoir obtenu, par différents procédés chimiques, du sang de la chrysalide d'un nombre de Lépidoptères, les mêmes couleurs que celles qui apparaissent dans le papillon, et il dit que la formation du pigment des écailles par les substances contenues dans le sang est des plus évidentes, car au moment où les couleurs se forment, les écailles ne contiennent rien que du sang.

Urech (29) croit que toute chlorophylle reçue par la nourriture est excrétée par la larve et que les matières végétales n'ont pas d'influence sur la coloration de l'insecte parfait. Il nous fait cependant observer *la grande ressemblance entre les couleurs qui apparaissent dans la masse contenue dans le rectum de la chrysalide et rejetée par le papillon entre les couleurs de l'urine comme on dit ordinairement et les couleurs apparentes dans les écailles du papillon. Hopkins* a fait une observation semblable chez les *Piérides* où, comme il dit, l'urine est teinte par une couleur jaune qui ressemble de très près au jaune des écailles. Urech certainement est allé trop loin en niant toute possibilité de passage des matières colorantes végétales dans le liquide nourricier des insectes et en leur refusant un rôle dans la pigmentation épidermique, puisque les recherches de Poulton ont prouvé la présence de chlorophylle dans le sang des papillons. Mais sa découverte de l'analogie entre les couleurs des écailles de l'insecte parfait est de la plus grande importance. Cependant, je n'accepte pas tout à fait la manière dont il explique cet étrange phénomène. Urech combat l'opinion qui admettait un transport des matières colorantes depuis la place de leur formation d'une part dans les ailes, d'autre part dans les vaisseaux de Malpighi ; il soutient plutôt que la même substance chromogène appartenait à l'urine et aux écailles et que cette substance se transformait aux deux points terminaux en différentes couleurs qui, dans l'urine, apparaissaient en

mélange liquide, tandis que les écailles les contenaient en éléments formés et différenciés en nuances.

Pendant qu'un grand nombre d'auteurs voient dans les couleurs des papillons des corps résultant de la désassimilation et parents de l'acide urique, *Friedmann* (1) dans un nouveau travail leur attribue une nature graisseuse. D'après son opinion, les pigments dans les ailes des Vanesses dérivent des corps graisseux qui sont contenus dans les globules du sang et qui parviennent à la fin au dedans des cellules génératrices des écailles par une saponification qu'elles subissent dans le lumen des ailes. Cette hypothèse de Friedmann qu'il base sur des recherches microscopiques faites sur des chrysalides conservées dans de l'acide osmique ne m'a point persuadée. Il me semble que déjà le fait que toutes les couleurs rouges et brunes des Vanesses sont solubles dans de l'eau, combat la probabilité d'une nature graisseuse. Il est vrai que des gouttes graisseuses remplissent les globules sanguins et sont déposées par ces dernières dans le lumen des ailes, mais certainement dans un autre but que pour former du pigment.

Résumant tout ce que nous connaissons des causes physiologiques des couleurs, il nous faut conclure que, quoique la nature chimique des couleurs soit encore très peu connue, toutes les recherches ont montré jusqu'alors que, considérant les pigments dans l'insecte parfait, nous avons affaire à des produits devenus inutiles, peut-être même devenant nuisibles pour l'organisme (acide urique). Il se pourrait cependant que ces pigments soient en relation avec une substance colorante qui joue un rôle dans l'assimilation, comme l'hémoglobine chez les vertébrés et l'hémocyanine chez les crustacés.

Dès le commencement de mes recherches sur l'ontogenèse du dessin des papillons, j'ai tâché d'utiliser le matériel

(1) F. Friedmann, *Uber die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln.* (Archiv. für mikroscopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. LIV, Heft 1).

à ma disposition au point de vue de la physiologie des couleurs. J'ai donc recueilli un grand nombre d'observations sur ce sujet qui peuvent servir à éclairer la question sous différents rapports. Mes études ont été faites en partie sur des séries de coupes et sur des tissus vivants. Comme presque tous ceux qui ont étudié l'ontogenèse du dessin, moi aussi j'ai observé une succession de couleurs très bien définie, passant des coloris clairs aux plus foncés. Comme tous les autres, j'ai vu qu'un pigment *rouge carmin* se trouvait à une certaine époque dans l'épithélium d'un grand nombre d'insectes, mais variant beaucoup en quantité. Chez les uns, cette matière colorante qui cristallise en fines aiguilles réunies parfois en agglomérats, remplit à un certain moment du développement toutes les cellules de l'épiderme même de l'intima des trachées et de l'épithélium recouvrant les organes génitaux. Nous la rencontrons généralement aussi dans les globules sanguins. Chez les insectes qui en sont moins pourvues, la matière colorante est localisée dans l'épithélium des ailes et sur la membrane qui entoure les testicules. Considérant l'extension de cette couleur à un grand nombre d'insectes, nous nous demanderons si cette couleur ne serait pas identique à la zooérytrine de Merjékowsky, mais comme cette matière analogue à la tétronérythrine (selon Gadow dans Bronn : *Classenw. Ordnungen des Tierreichs*) est dissoluble dans de l'éther, de l'alcool, etc, tandis que notre colorant peut être extrait par de l'eau, il est évident qu'il représente un corps d'une constitution chimique différente.

Outre ce pigment rouge, nous rencontrons dans les cellules de l'épithélium une matière *d'un jaune ou d'un vert grisâtre*, se composant de petits grains qui ont le même aspect que les grains moléculaires du sel de soude, de l'acide urique, comme il se trouve dans l'urine des vertébrés, quand le précipité se forme très vite. Si nous négligeons les différences de dimensions, les grains nous rappellent le sel de l'acide urique que nous observons dans

l'urine des papillons. Ces grains sont solubles dans de l'acide chlorhydrique et se transforment en cristaux typiques d'acide urique. Nous rencontrons aussi, presque chez tous les lépidoptères, un colorant *bleu couleur d'indigo*, mais il ne se trouve toujours, comparé aux autres pigments, qu'en très petite quantité. Le pigment bleu m'a surtout frappé chez *H. prasinana* où il se trouvait en plus grande quantité dans les écailles qui sont de couleur verte.

Ce sont donc *trois matières colorantes* bien différentes en apparence que nous notons dans l'épiderme et dans les ailes de la jeune chrysalide. Très souvent nous voyons que les globules sanguins qui se trouvent dans les vaisseaux des ailes sont aussi remplis de ces matières colorantes. Parfois cependant nous arrivons aussi à observer des globules sanguins qui contiennent à côté des grains rouge carmin des autres de couleur rouge orange et des masses brunes (fig. 120, 121). Même dans les cellules de l'épithélium, nous arrivons à observer un tel mélange de pigment, et ce sont presque toujours les parties basales des cellules qui contiennent les colorants rouges et jaunes, tandis que leurs sommets sont remplis de granulations jaune verdâtre (fig. 116, 124). *Il paraît donc que les pigments rouges de différents coloris sont des transformations l'un de l'autre* et je donnerai dans ce qui suit des preuves d'une relation pareille. Je pris un jour les ailes d'une chrysalide de *V. atalanta* pour en conserver une dans de la gélatine glycérinée et l'autre dans du baume de Canada. Les ailes étaient toutes les deux d'un jaune orange lorsque je les sortis de la chrysalide au soir. Le lendemain, je vis à ma grande surprise que celles qui se trouvaient dans la gélatine glycérinée (contenant un peu d'acide carbolique) étaient devenues d'un *rouge carmin* des plus foncés. Au microscope je vis alors que les cellules de l'épithélium, surtout les grandes cellules génératrices des écailles étaient remplies de grains rouge carmin à l'exception des places plus tard blanches qui étaient devenues *roses*. Les ailes que j'avais

conservées dans du baume de Canada, qui n'avaient donc passé que par des liquides de réaction neutre, avaient à peine changé de couleur, elles étaient peut-être devenues un peu plus foncées. Les cellules de leur épithélium contenaient des grains rouge orange et seulement au bord de l'aile on apercevait de la matière colorante carmin. Je répétai cette expérience qui nous montre si bien la transformation du pigment et toujours avec le même résultat : *Les ailes devenaient rouge-carmin.*

Une autre fois, j'inclus des ailes colorées d'une chrysalide de *V. io.* assez avancée dans son développement dans de la gélatine glycérinée. Quelques jours plus tard, je vis que la gélatine avait une teinte rose tout autour de l'aile supérieure, surtout là où il y avait des écailles rouge orange. Sous le microscope, il était facile de distinguer que la couleur rose était due d'une part à une coloration diffuse, d'autre part à un précipité de très petits flocons de couleur carmin. Mais je fus encore plus étonnée de voir qu'au dedans des écailles qui étaient situées sur le bord de l'aile, on distinguait très nettement des masses de matière colorante carmine. *Ici de nouveau l'action de la gélatine glycérinée avait produit la transformation de la matière colorante orange en une matière carmin.* Cette expérience est encore plus remarquable parce qu'elle nous montre que la couleur des écailles de l'insecte parfait est dérivée de la même qui colore au commencement de la vie chrysalidaire, dans l'état qu'on pourrait appeler « stade rouge », la plus grande partie de l'épithélium.

Il est donc évident que *le pigment rouge carmin que nous trouvons à une certaine époque dans les cellules épithéliales de la chrysalide se transforme en la matière colorante des régions rouges des ailes* et nous nous demanderons d'où ce pigment peut-il être dérivé. Était-il déjà formé dans la chenille? Les pigments de la chenille sont-ils conservés dans la chrysalide? En disséquant une chenille *V. io*, nous trouvons que tout son intestin est rempli de fragment de nourriture et d'un *liquide*

vert qui représente de la chlorophylle en solution. C'est surtout le ventricule qui contient le liquide, et si nous dérangeons la chenille, elle en rejette par la bouche. J'ai conservé de ce liquide rejeté sur une lame, et, après quelques jours, j'ai vu qu'il s'était formé du pigment *rouge* au milieu du vert. Une coupe transversale de l'intestin de la chenille nous montre des cellules de végétaux, que la chenille avait mangées, en partie encore remplies de chlorophylle, en partie contenant une masse vert jaunâtre probablement de la chlorophylle changée sous l'action des liquides conservateurs. Les cellules qui formaient la mucosa avaient le même ton vert jaunâtre. Elles avaient l'air d'être imbibées du liquide vert qui remplissait l'intestin, et contenaient en partie des granulations qui me rappelaient les grains dans les cellules végétales; mais, outre la similitude de l'aspect, je n'ai encore aucune preuve que les deux granulations soient identiques. Une seconde dissection fut faite sur une chenille qui était *en train de se transformer en chrysalide.* A ma grande surprise, le contenu de son intestin n'était plus vert, mais *pelure d'oignon* vue *in situ.* Je fis une préparation des tissus frais en conservant en même temps une autre partie dans de l'alcool pour obtenir une préparation montée dans du Canada. Les deux préparations eurent le même aspect. Sur les deux, il était évident *que la couleur rouge qui*, *sous le microscope*, *paraissait plutôt rouge carmin était contenue dans les cellules de l'épithélium de l'intestin* (fig. 127, 128). On voyait les cellules épithéliales pourvues de grandes taches rouges comme si elles avaient été teintes artificiellement. Les noyaux semblaient prendre plus particulièrement la couleur.

Dans le lumen de l'intestin touchant aux cellules, se trouvait une coagulation rouge formant une sorte de membrane continue. Sur les coupes de l'intestin d'une autre chenille qui était en train de se transformer en chrysalide, je trouvai la même coagulation rouge dans le lumen de l'intestin (fig. 133), mais les cellules n'étaient que très peu imbibées de la couleur, et même contenaient des

granulations vert jaunâtre comme nous l'avons observé à une époque moins avancée chez la chenille, et d'autres étaient remplies de grains rouges ou à reflets orangés en faisant varier la mise au point. L'épithélium de la mucosa était détaché, à cette époque-là, de la submucosa, et l'espace qui les séparait était rempli de petits grains rouge carmin qui, à leur surface, avaient aussi un reflet jaunâtre. Quand nous retirons l'intestin d'une chrysalide dans les premières heures après sa transformation, nous le voyons rempli d'un liquide pelure d'oignon provenant d'une solution de la même couleur qui est aussi contenue dans les cellules. Une coupe nous donne alors des relations histologiques bien semblables à celles que je viens de décrire. Si nous séchons le liquide rouge jaunâtre, nous observons après quelques jours qu'il se forme des cristaux jaune orange rhomboédriques nous rappelant beaucoup, et par la couleur et par la forme, les cristaux d'hématoïdine, et, à côté de ces derniers, nous observons encore des rosettes rouge carmin se composant d'un grand nombre de fines aiguilles plus ou moins longues. Outre les deux substances colorantes rouges et jaunes, nous notons encore des gouttes de graisse jaune clair. Plus la chrysalide devient âgée, plus la matière graisseuse augmente et nous rencontrons en outre, en quantité, des concrétions grisâtres : un sel de l'acide urique. C'est alors aussi que les cristaux oranges prévalent sur les cristaux rouges et c'est peut-être ce qui cause l'aspect de l'intestin de plus en plus jaunâtre. Il est à remarquer que, dans les préparations séchées, l'intestin de la chrysalide contient deux pigments de différentes couleurs et de différentes formes cristallines, tandis que la matière colorante conservée dans du baume de Canada donne une seule sorte de cristaux sous la forme de gerbes se composant de plus ou moins longues aiguilles rouge carmin. Les deux pigments sont solubles dans de l'eau et c'est pour cela qu'il n'est point facile d'obtenir de bonnes coupes microscopiques, parce qu'il est impossible de les coller et de les étendre sur de l'eau.

En poussant mes recherches plus loin avec des chrysalides de *V. levana* qui avaient été conservées dans l'alcool absolu, j'obtins une série de coupes d'une chrysalide âgée de trois jours qui présentait des relations fort intéressantes. La chrysalide fut coupée en direction sagittale de la sorte qu'une grande partie de son tractus intestinal pouvait être étudiée sur chaque coupe. Je vis alors que le lumen de l'intestin contenait une masse muqueuse rose et de plus grandes coagulations de couleur carmin (fig. 132). Les cellules de l'épithélium étaient pleines de petits grains ressemblant aux concrétions du sel de l'acide urique qui se trouve dans les cellules du corps adipeux, mais ils étaient beaucoup plus fins que ces derniers. Les extrémités des cellules tournées vers le lumen de l'aile étaient de couleur rose pâle comme la masse muqueuse qui se trouvait dans le lumen des cellules. Les tissus entourant l'intestin avaient aussi la même couleur rose pâle que les cellules épithéliales, et c'était surtout dans le corps adipeux que se trouvait une masse de coagulations rouges plus étendue. La disposition des masses rouges *bordent partout les lacunes sanguines* qui se trouvent entre les lobules. En examinant de plus près, nous voyons *que le pigment rouge a été transporté même jusque dans l'épiderme* et ce sont ici les cellules qui forment les canaux des stigmates qui sont dans toute leur étendue teintes en rouge. Le ton de la matière colorante (fig. 134), apparaît cependant un peu plus foncé dans les cellules épithéliales que dans le contenu muqueux des lacunes qui les entourent. Nous remarquons aussi les cellules épithéliales colorées de rouge de la membrane ventrale des parties du corps qui sont couvertes par les ailes de la chrysalide ; dans les ailes elles-mêmes le pigment n'a pas encore apparu. Les parties de l'épithélium qui ne sont pas encore rouges contiennent en masse des petits grains grisâtres de même aspect et de même grandeur que les petits grains que j'ai aperçus dans les cellules épithéliales de l'intestin. Cependant, il est à remarquer qu'à côté des cellules épidermiques rouges, nous

en trouvons aussi où la partie basale seule contient des granulations carmin tandis que leur sommet est rempli de grains grisâtres. Il me semble sûr que les grains rouges étaient à leur origine aussi gris et qu'ils ne sont maintenant que teints par le liquide rouge qui baigne les cellules. C'est pour cela que leurs parties basales subissent en premier lieu la transformation de couleur, car ce sont eux qui sont en connexion plus directe avec le liquide nourricier.

Quand le papillon fait son éclosion, il rejette une masse (urine) consistant en un sel de l'acide urique (Harnsaures Natron) qui apparaît en granulations plus grandes que celles que nous trouvons dans les cellules épithéliales et teintes en rouge par la matière colorante qui s'était formée dans le corps de la chenille. Si nous ajoutons de l'acide chlorhydrique, il se forme des cristaux d'acide urique qui ne sont pas tous colorés, et à côté nous voyons une substance colorante jaune qui change sa couleur en rouge aussitôt que nous la neutralisons. Les petits cristaux qui se trouvent dans les vaisseaux de Malpighi présentent aussi très souvent une teinte rose plus ou moins foncée. A une époque plus avancée de la vie chrysalidaire, les substances colorantes rouges apparaissent aussi dans l'aile de l'insecte. Elles y sont amenées par le sang *comme pigment diffus* ou bien sous forme de *granulations rouges ou jaune orange,* contenues dans les globules sanguins. D'abord les cellules épithéliales de l'aile ne contiennent aussi que des petits grains gris comme le reste des cellules épithéliales. Aussitôt que la couleur rouge se répand dans le corps, nous voyons que l'épithélium des ailes devient rouge, que les cellules sont remplies d'une masse de grains couleur carmin (fig. 129, 131). Aux places cependant qui plus tard porteront des écailles noires, les grains rouges sont mélés à des granulations semblables d'un ton grisâtre et même l'enveloppe de la chrysalide prend à quelques endroits un coloris rose. Plus tard, quand nous examinons les ailes de *V. io* ou *V. atalanta*, nous remarquons que la substance colorante contenue

dans les cellules est de couleur plutôt orange que carmin ; mais si nous conservons les ailes dans de la gélatine glycérinée, la couleur se transforme après peu de temps en carmin foncé. Il paraît même qu'avec ce changement de couleur une solution du pigment a lieu, car nous observons, à la place des petites granulations rouge orange, des masses carmin bien plus épaisses. A l'époque où les écailles rouge orange commencent à se colorer, nous observons *que les nervures des ailes contiennent des gouttes d'une substance rouge orange* et que ce pigment se répand de là, suivant le cours des petites trachées en direction transversale sur les différentes parties de l'aile. Si nous faisons alors une coupe à travers une aile, nous nous apercevons que la membrane des écailles rouge jaune est *de coloration diffuse* et que *leurs cellules génératrices et la base des écailles contiennent en outre des granulations variant du carmin à l'orange.* Si nous étendons les coupes sur de l'eau, ces granulations se dissolvent et donnent à toute la préparation une teinte rouge orange diffuse. En outre des pigments rouges, nous apercevons, entre les membranes de l'aile, des masses de granulations *grises* et *brunâtres* qui sont mêlées à des grains carmin et orange et qui ne représentent probablement que des *transformations des pigmentations rouges* ; elles sont du moins dissoutes par l'eau chaude comme les premières. Les granulations gris brunâtre se trouvent aussi dans les écailles et leurs supports à la face inférieure des ailes. Quand les ailes ont atteint leur coloration définitive, *ni les cellules génératrices ni l'espace qui sépare les deux membranes* ne contiennent de la matière colorante, toute la masse des pigments a passé dans les écailles dont la coloration est devenue complètement diffuse, jaune orange ou noire, et il est intéressant de constater que, quoique l'aspect microscopique nous fasse croire que les écailles de différentes couleurs sont localisées distinctement sur l'aile, nous trouvons entre les noires partout des écailles jaunes ou rougeâtres. Si nous conservons des jeunes chrysalides de *V. io*

dans de l'alcool, nous voyons aussi dans tout le corps adipeux et surtout sous l'épiderme, des rosettes de cristaux rouge orange et bruns souvent à la même place et cette observation me confirme, ajoutée aux autres observations, ce que je viens d'admettre : *que les couleurs des Vanesses représentent des transformations d'une seule substance colorante, probablement d'une modification de la chlorophylle introduite dans le corps par la digestion de la nourriture*; que, en effet, une résorption de la chlorophylle a lieu chez les Lépidoptères, et nous a été prouvée par les recherches spectroscopiques de Poulton.

Mon point de vue ne s'accorde cependant pas avec la manière de voir de *Frenzel* (**11**) qui a pris les concrétions colorées pour les sécrétions des cellules épithéliales. Frenzel combat l'opinion que les substances colorées représentent de la nourrriture résorbée parce que cela lui semble étrange que ces substances se trouvent dans des cellules épithéliales sous forme de petits grains et non en liquide. Une telle admission parlerait, dit-il, contre tout ce que nous savons de la physiologie de la résorption. Depuis que Petrunkewitsch nous a montré que chez *Blatta* des grains de carmin passaient même dans les cellules résorbantes du ventricule, les opinions de Frenzel ne sont plus solidement fondées, car effectivement une résorption de petits grains peut avoir lieu dans les cellules de l'intestin, phénomène qui trouve un analogue dans la phagocytose. Dans les cas qui nous occupent, je ne crois pourtant pas qu'il s'agisse de la résorption de corpuscules ; il me paraît plus vraisemblable que les substances colorées sont résorbées au moment où elles se trouvent en liquide dans le lumen de l'intestin. Les granulations colorées au dedans des cellules sont ou des sécrétions de la cellule ou des granulations protoplasmatiques colorées par le liquide rouge, peut-être aussi des transformations du liquide nourricier. Le phénomène que les matières colorantes se trouvent tout premièrement dans l'intestin, puis dans les cellules épithéliales de l'intestin et

enfin dans le sang qui les transporte dans toutes les régions du corps, me semble montrer très clairement qu'il ne faut les regarder comme des matières excrétées par des cellules intestinales, qu'elles jouent au contraire le rôle de substances résorbées qui en transformations diverses sont déposées à la fin dans les cellules épidermiques et dans les vaisseaux de Malpighi. Peut-être même que le pigment rouge a quelque fonction dans la respiration des insectes puisqu'il se trouve surtout là où une oxydation du sang peut avoir lieu, c'est-à-dire à la surface du corps, dans les cellules qui forment les canaux des stigmates, dans les organes qui sont le plus pourvus de trachées. Chez les sauterelles, les trachées elles-mêmes se montrent imprégnées d'une matière colorante qui devient couleur carmin si les insectes sont conservés dans de l'alcool ou si nous faisons l'inclusion d'un morceau de l'épiderme dans de la glycérine gélatinée. Dans du formol, les insectes conservent leur couleur naturelle qui était, là où je l'ai observée, verte et brune (fig. 123). Mais la couleur carmin se trouve aussi chez les sauterelles vivantes. Je me rapporte au travail de *M. Künckel d'Herculais* (17) qui contient des études sur la transformation de la coloration du *criquet pèlerin* (*Schistocerca peregrina Oliv.*). L'auteur a observé que chaque individu passait successivement par une série de teintes qui caractérisent les diverses phases de son existence. Lors de la première mue qui s'effectue immédiatement après l'éclosion, les jeunes criquets sont *blanc verdâtre*. Sous l'influence de la lumière, ils *brunissent* et passent au *noir* avec des taches *blanches ou jaunâtres*. A la deuxième mue, les colorations *roses* apparaissent notamment sur les côtés du corps ; à la troisième mue, les *teintes roses augmentent*; à la quatrième mue elles *prédominent*, mais peu à peu elles font place à des teintes *jaunes*. L'apparition des *teintes jaunes* chez les jeunes et chez les adultes est donc en réalité une conséquence du vieillissement. *Nous voyons donc que l'évolution des couleurs chez les criquets pèlerins est la même que nous observons chez les*

papillons. Et si nous étudions l'intestin d'un *Acridium* nous trouvons que ce sont de nouveau les *cellules épithéliales* de l'intestin où la couleur prend son origine. L'épithélium du tractus intestinal des exemplaires conservés dans du Formol contenait des grains d'une matière brunâtre qui tournait cependant en rouge monté dans de la gélatine glycérinée. Là, la même matière se trouvait dans les ailes y donnant les mêmes réactions. Chez les exemplaires conservés dans de l'alcool, la matière colorante et de l'intestin et dans les cellules épithéliales de l'aile avait également tourné en rouge ; dans l'aile cependant on trouvait à côté du rouge des petits grains verts et jaunâtres. Jugeant de ce que nous observons chez les papillons et de ce que l'ontogenèse des Orthoptères nous apprend, nous pouvons dire que l'action de l'alcool et de la gélatine glycérinée produit une transformation rétrogressive du coloris. D'abord, je croyais que l'acide carbolique contenu dans la gélatine glycérinée effectuait ce changement de couleur ; aujourd'hui je ne crois plus à l'action de l'acide, comme les Acridium conservés dans du formol lui-même acide ne changeaient pas de couleur, tandis que celles dans l'alcool neutre devenaient rouges. Künckel d'Herculais attribue les changements de coloration des jeunes criquets pèlerins à l'action de *la lumière*, observant que les jeunes insectes élevés à l'ombre n'acquéraient jamais les teintes vives d'un jaune-citron, de leurs frères élevés au soleil. La réapparition des couleurs rouges par l'action de l'alcool ou comme effet d'une dessiccation rapide lui semble être un phénomène de *deshydratation*. Cette explication peut aussi être adoptée pour les mêmes phénomènes observés chez les papillons surtout comme nous voyons que, chez la chrysalide de *V. io*, l'alcool a l'effet de cristalliser la matière rouge. Il nous sera donc non plus incompréhensible que la gélatine glycérinée c'est-à-dire la glycérine ait la qualité de produire une transformation semblable.

Quoiqu'il soit encore à prouver si les couleurs des

Orthoptères et des Lépidoptères ont la même composition chimique, il nous est possible d'établir que *le lieu de leurs origines est le même chez les représentants des deux groupes, qu'elles se répandent de la même manière dans le corps et que leurs transformations ontogénétique se produit d'après un plan analogue.*

En résumé, nous pouvons dire : *l'épithélium de l'intestin est la place où se forment les couleurs que nous trouvons dans l'épiderme des insectes.* Chez les Vanesses, la substance originaire jaune verdâtre se transforme en pigment rouge carmin avec des reflets jaunâtres aussitôt que la chenille commence à se transformer en chrysalide. Ce changement de couleurs ne se produit pourtant pas chez tous les papillons.

Chez *Botys urticata*, par exemple, qui se nourrit de la même plante que *V. urticæ* et *V. io*, les cellules épithéliales de l'intestin restent *vertes* et n'acquièrent une teinte brunâtre qu'étant conservées dans du baume de Canada.

La faculté de transformer le pigment vert en pigment rouge est donc bornée à certaines espèces et ce sont aussi celles seulement qui sont ornées de couleurs rouges, jaune orange et noires. *Le transport des pigments dans les parties épidermiques se fait par le sang* qui les contient en solution et comme corpuscules au dedans des globules sanguins.

Le sang de *V. atalanta*, par exemple, est tellement pourvu de pigment qu'il donne en séchant des cristaux roses. *Du sang, les pigments passent par un processus de diffusion dans les cellules épithéliales* où nous les observons sous la forme de petits grains. Des granulations colorées se trouvent aussi dans le lumen des ailes et nous voyons que leur coloris passe du rouge au brun et au gris. Aux places où des bandes foncées apparaissent, les granulations sont plus nombreuses et de couleur plus foncée. Là, où les écailles jaunes ont déjà atteint leur coloration, il se trouve moins de pigment et les grains sont rouges ou orange. *Les masses colorantes dans l'intestin et dans l'aile sont solubles dans de*

l'eau chaude. Sur des coupes de l'aile qui sont étendues sur de l'eau, les granulations disparaissent complètement et la coupe prend une coloration rouge orange diffuse.

Les grains bruns sont cependant plus résistants à la dépigmentation que les rouges. *Aussitôt que les ailes sont arrivées à leur coloration parfaite, leur lumen est dépourvu de toute granulation pigmentée.* Les couleurs des écailles sont beaucoup moins faciles à dissoudre que celles des grains colorés. Par l'action de la gélatine glycérinée, les couleurs plutôt jaune orange du papillon peuvent être transformées dans un pigment rouge originaire et il est très probable qu'un phénomène de déshydratation est la cause de ce changement. La nature chimique des couleurs n'a pas encore pu être déterminée, mais il me paraît vraisemblable que des *dérivés de la chlorophylle* y jouent un rôle prédominant. Considérant le lieu de formation des couleurs, et leur manière d'être transportées dans le corps, nous ne trouverons plus étrange que Urech ait constaté une ressemblance entre la couleur des ailes et celles de l'urine. *C'est la même substance qui colore les écailles et les grains d'acide urique rejetés par le papillon.*

Quel est le rôle physiologique des couleurs? Une réponse définitive bien précisée ne pourra être donnée qu'après avoir déterminé la composition chimique des substances en question. Cependant tout ce que nous avons pu observer me semble parler pour l'opinion qui regarde les couleurs comme *une transformation de produits nutritifs résorbés par l'intestin, changés par l'effet de l'assimilation et de la désassimilation et déposés enfin dans les cellules épithéliales*. Il est aussi possible que les substances colorantes aient dans l'organisme de l'insecte une fonction pareille comme l'hémoglobine chez les vertébrés, mais ce n'est qu'une supposition fondée sur le phénomène que la matière rouge apparaît partout là de préférence où l'assimilation est très vive.

J'espère que les recherches que j'ai données dans ce

travail serviront à préparer les solutions définitives des questions physiologiques si intéressantes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Au résumé qu'*Eimer* a donné dans la préface de la seconde partie de *Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen* et que j'ai choisi comme devise pour ce travail, peut-on attribuer la valeur d'une conclusion générale après avoir étudié l'ornementation des insectes au point de vue de l'ontogenèse considérant tout en même temps les conditions morphologiques et physiologiques? Répondre oui, serait attribuer au dessin une valeur systématique qui, jusqu'alors, ne lui avait pas été donnée; dire non, ce serait fournir des preuves à la *théorie de Weismann* qui voit le hasard gouvernant le développement même dans le germe de l'animal.

La première partie de ce mémoire nous a montré deux choses : en premier lieu, nous avons vu que tous les papillons suivaient, dans le développement de leur dessin, certaines règles, analogues pour tous, se manifestant dans le développement de représentants des espèces les plus différentes. Nous avons vu par exemple que le dessin commençait partout *par des bandelettes ou des rangées de taches étroites*, *longitudinales*, que la transformation de ces bandelettes en rangées ou bandes plus larges était un caractère d'un développement bien plus avancé. Nous avons vu ensuite que toutes les règles qui se manifestaient pendant l'ontogenèse des Lépidoptères se retrouvaient dans la phylogenèse des espèces, que l'ornementation de l'aile de la jeune chrysalide correspondait au dessin de l'insecte parfait d'une autre espèce arrêtée de bonne heure dans son développement. Suivant cette règle, nous avons pu indiquer pour les *Vanesses* indigènes un ordre généalogique probable qui serait le suivant *Vanessa levana*, *V. prorsa*, *V. urticæ*, *V. io*,

V. antiopa, *V. cardui*, *V. atalanta*. A des formes semblables à *V. levana* se relieraient les *Melitæa* qui, sous beaucoup de rapports, me semblent encore plus primitives que les Vanesses, et aux *Melitæa*, les *Argynnis*.

Nous avons pu voir aussi que les formes de papillons résultant des expériences avec une température artificiellement baissée ou haussée agissant sur les chrysalides, correspondaient dans leurs dessins à des types appartenant à l'ontogenèse ou à la phylogenèse de l'espèce. Parfois les papillons élevés dans des températures extrêmes dépassaient même les types naturels (*Vanessa urticæ var. nigrita Fickert*).

Si nous comparons le développement des papillons pendant leur ontogenèse et leur phylogenèse, nous voyons très clairement que la *loi de la patrogonie* régit l'ornementation aussi bien que le développement des organes. Mais nous observons aussi très souvent que l'ontogenèse du dessin est rendue moins claire par un *développement abrégé* (tachygenèse), ou bien par la prépondérance masculine qui peut même faire différer les représentants des deux sexes à ce point l'un de l'autre, qu'on les prendrait au premier aspect pour les représentants de différentes espèces. Nous voyons alors, chose étrange, que les mâles et les femelles de *différentes espèces se ressemblent d'avantage que les mâles et les femelles de la même espèce* (Bombycide). Des relations semblables à celles existant entre le mâle et la femelle se retrouvent aussi chez le même papillon entre l'*aile supérieure* et l'*aile inférieure*. La première atteint généralement un plus haut degré de développement que la dernière, à l'exception des cas où la forme des ailes inférieures demande une fusion précoce des bandes.

Ce qui nous frappe le plus, quand nous parcourons les ontogenèses décrites, c'est la disposition bien définie des bandes, qui partout sont en rapport avec certaines parties de l'aile, et qui peuvent être facilement réduites à un schéma commun à tous.

Cependant, me suis-je demandé en abordant les études de la seconde partie, ces règles trouvées premièrement par Eimer et qui doivent en effet être admises pour la transformation ontogénétique du dessin des Lépidoptères, faudrait-il aussi les adopter pour le développement de l'ornementation chez les autres groupes d'insectes.

En étudiant les *Névroptères*, les *Orthoptères*, les *Hémiptères Homoptères*, les *Diptères*, je trouvais en premier lieu une prépondérance frappante *du dessin longitudinal*, mais non de larges bandes comme nous le voyons ordinairement chez les Lépidoptères. Nous rencontrons plus souvent des dessins se composant d'un grand nombre de petites bandelettes qui, dans l'insecte parfait, deviennent parfois (Ephémerines) des bandes plus larges ou de grandes taches ; c'est le même mode de transformation que chez les Lépidoptères. Là aussi, les bandes plus larges se formaient exclusivement dans certaines régions des ailes pendant que les autres parties étaient privées de pigmentation et on pouvait parfois identifier les régions où les bandes se formaient au schéma auquel nous avons rapporté le dessin des papillons. Mais les études d'un grand nombre d'insectes, de types plus primitifs que les papillons, ne nous ont pas seulement montré que les lois qui gouvernent le développement de l'ornementation des Lépidoptères sont des lois générales, l'étude de ces groupes d'une organisation différente nous à aussi ouvert une perspective *sur les causes morphologiques qui sont la base de tous ces modes de transformations définies*. C'est chez les groupes moins élevés que nous voyons le plus clairement qu'il y a un rapport incontestable *entre la disposition des bandes et celle des nervures, et c'est cette observation qui donne à la théorie du développement du dessin énoncée par Eimer son fondement morphologique*. Chez les papillons, cependant, les relations entre le dessin et les nervures ne sont pas toujours visibles quand nous considérons l'insecte parfait, et il nous faut recourir *à la disposition morphologique de la chrysalide*, si nous voulons obtenir les

mêmes résultats que chez les autres insectes. Nous observons alors qu'au commencement de l'époque chrysalidaire les ailes des papillons sont caractérisées par *un réseau de canaux sanguins qui ne diffère guère de celui représenté dans les ailes des Orthoptères, un phénomène de la plus grande importance pour la systématique des Lépidoptères.* Cependant ce ne sont pas toutes les chrysalides qui se montrent également aptes à nous servir à prouver que vraiment un rapport existe entre le dessin et les canaux sanguins primitifs. J'ai trouvé que les chrysalides de *Papilio podalirius* servaient le mieux à ce but, parce que chez ce papillon les nervures primitives sont conservées en relief sur l'enveloppe de la chrysalide, elles forment un réseau pareil à celui des Orthoptères. C'est donc sur l'enveloppe de ce papillon que la disposition des nervures primitives reste tracée quand dans l'aile elle-même les détails ne sont plus visibles, et c'est ici que nous observons comment les bandes foncées apparaissent suivant les nervures transversales primitives.

Nous notons cependant chez un nombre de papillons, à côté des dessins longitudinaux, aussi *des dessins transversaux* qui suivent en partie les nervures longitudinales de l'aile, en partie les bissectrices des espaces internervuraux. L'ontogenèse nous dit que les dessins sur les bissectrices se sont formés pour les mêmes causes sous des conditions morphologiques analogues à celles sous lesquelles les dessins apparaissent sur les nervures longitudinales. En effet, *les bissectrices marquant les places où dans un état du développement plus reculé se trouvaient des canaux sanguins qui ne différaient alors que par leur largeur des canaux persistant représentent les nervures.* Et si nous cherchons parmi les différents groupes de Lépidoptères, nous retrouvons partout des traces confirmant les résultats tirés de l'ontogenèse. La forme qui permet le mieux de voir ce que je viens de dire c'est *Dinia auge*, chez laquelle les restes de trachées et de canaux sanguins suivant les bissectrices sont encore apparents dans l'insecte parfait.

La disposition du dessin chez les *Bombycides*, caractérisé par l'apparition de larges bandes à certaines places de l'aile, doit, comme il me semble, encore avoir une autre cause que la disposition primitive des nervures. Cette dernière suffit pour expliquer la formation de bandelettes primaires, mais elle ne semble pas suffire pour expliquer le phénomène que toujours, à certaines places seulement, les bandelettes tendent à se fondre et à former des bandes ou des taches étendues.

Chez les *Bombycides*, je crois avoir trouvé dans le *relief de l'aile*, qui se marque aussi sur l'enveloppe de la chrysalide, la cause pour laquelle certaines places sont plus disposées à accumuler du pigment que d'autres. J'ai observé que chez *Bombyx quercus*, par exemple, les parties enfoncées du relief correspondent aux bandes claires, les élevées aux bandes foncées, et il me semble que c'est de nouveau la distribution des liquides nutritifs influencée par le relief qui est la cause de la formation d'un dessin caractéristique et symétrique sur les deux ailes correspondant même au dessin des antennes et de la trompe de l'animal. Le dessin doit être symétrique parce que ce sont les lignes de jonction des anneaux abdominaux qui forment les parties enfoncées du relief.

Dans les deux cas, que le dessin suive les nervures transversales ou bien que les bandes se forment au bord des anneaux abdominaux, il nous apparaîtra sur l'aile comme dessin longitudinal.

Il serait possible que des parties colorées sur les ailes se forment encore d'une troisième manière : *par le contact avec des organes colorés* qui se trouveraient par exemple au-dessous de l'aile et qui donneraient de leur pigment aux organes qui leur sont superposés. Cette manière de voir a aussi été discutée par *Eimer* qui a souvent observé que, pendant la phylogenèse, une tache rouge par exemple se trouvait à l'envers d'une aile et apparaissait chez les espèces voisines ou même chez les individus de la

même espèce aussi à la surface. Je me rapporte par exemple à la partie jaune de la bande de parade de *Papilio podalirius*. Ce qui se produit entre les deux surfaces d'une aile, peut aussi s'opérer entre *l'aile supérieure et l'enveloppe de la chrysalide*. Chez *Melitæa didigma*, les bandes noires de l'enveloppe correspondent à une grande partie du dessin du papillon. Chez *V. io* les parties rouge orange du dessin sont parfois tracées très nettement sur l'enveloppe de la chrysalide, et de telles relations ne sont point du tout étonnantes quand nous voyons combien les rapports sont intimes entre les organes nommés. J'ai observé très souvent qu'à la surface d'une aile presque toute développée et colorée se trouvaient des trachées remplies d'air, provenant des fines ramifications au dedans de l'aile. Il doit donc aussi se produire une oxydation, une assimilation dans le sang qui forme une couche entre l'enveloppe et les cellules épithéliales de l'aile. Autant que je sache, ces relations n'étaient pas encore connues jusqu'alors. Une coloration par contact entre deux organes superposés me paraît aussi avoir lieu chez *Platysamia cecropia*. La tache en forme de ɔ à la surface inférieure de l'aile se trouve sur une partie de la patte de l'insecte colorée tout de la même manière ; la tache sur l'aile a exactement la forme de la partie colorée de l'organe auquel elle est superposée.

En général, nous pouvons dire que la matière colorante est déposée de préférence le long des vaisseaux sanguins et, comme nous avons vu, surtout des canaux transversaux. Le même phénomène se rencontre aussi chez un nombre d'invertébrés et de vertébrés qui ont été examinés au point de vue de leur pigmentation. Chez les vertébrés, c'est d'une transformation de l'hémoglobine que proviennent les couleurs de l'épiderme ; chez les papillons les couleurs qui apparaissent dans l'ornementation sont également contenues (ou transportées) dans le sang, mais il reste à prouver si elles ont une fonction pareille à l'hémoglobine dans l'organisme de l'insecte. Jusqu'alors je n'ai pu que désigner le chemin que les substances

colorantes prennent pour arriver dans l'épiderme. J'ai montré qu'elles se forment dans l'*épithélium de l'intestin*, *qu'elles passent dans le sang* comme les autres substances résorbées par l'intestin et que le *sang les dépose en premier lieu partout là où se rencontre une assimilation plus vive*. Enfin elles sont transportées dans l'aile et déposées *dans les cellules génératrices des écailles* où elles paraissent sous forme de petits grains. Alors les substances colorantes sont encore solubles dans l'eau et c'est aussi en solution qu'elles passent dans les écailles qui prennent une teinte diffuse. Transportées dans les écailles, il doit se produire une transformation chimique des colorants qui perdent, les couleurs brunes du moins, leur solubilité et qui prennent un coloris différent de celui qu'elles avaient au début. En certains cas cependant, quand nous conservons une aile dans la gélatine glycérinée la couleur primitive carmine reparaît, ce qui prouve clairement la relation entre les deux couleurs. Je crois même que les couleurs brunes et noires que nous observons chez les papillons dérivent aussi *de la matière colorante primitivement rouge* qui elle-même se forme, tout comme chez les Orthoptères, d'une couleur vert jaunâtre. La transformation a lieu quand la chenille se prépare pour devenir chrysalide, mais il paraît qu'elle ne se produit pas chez les papillons appartenant à des genres primitifs d'où l'ornementation fait défaut de couleurs jaunes et rouges (*Botys urticata*).

Les recherches montrent ensuite que les colorants rejetés avec l'urine de l'insecte parfait sont identiques à ceux que nous trouvons dans les ailes.

La succession des couleurs que nous observons suivant l'ontogenèse du dessin est due à la transformation sucessive de colorant primitif à la condensation progressive du contenu des écailles. Ces deux phénomènes font que les couleurs passent du plus clair au plus foncé. Nous nous demanderons peut-être pourquoi toutes les écailles chez les Vanesses ne passent pas par un stade rouge ou orange, comme ce sont ces couleurs qui se forment avant le noir

et le brun. Je crois que ce phénomène s'explique en considérant que les écailles ne se forment pas en même temps sur toute la surface de l'aile et que là où nous observons plus tard des bandes noires, les écailles se trouvent dans un état de développement moins avancé. Il est probable qu'au moment où les écailles noires sont prêtes à accumuler du pigment, les colorants dans l'aile ont déjà atteint des tons foncés. *Piepers* a soutenu dans différents travaux *que la couleur rouge était la plus primitive chez les papillons*. Tout ce que nous avons vu chez les Vanesses semble confirmer cette hypothèse. Il faut cependant rechercher, avant de trancher la question, si vraiment les tons que nous observons chez les Vanesses représentent des conditions très primitives. Ce que nous voyons chez *Botys urticata*, un Microlépidoptère qui vit sur la même plante que *V. io* ou *urticæ* et ce que nous savons de la transformation des colorations des Orthoptères nous oblige à dire *non*. Dans les deux cas, nous voyons que *la couleur verte ou vert jaunâtre précède le rouge*, que l'apparition du rouge est la suite d'un processus physiologique plus compliqué. Ce sont donc les couleurs *vertes et vert brûnâtre que nous devons regarder comme les plus primitives*. Sans en connaître la raison, la systématique en a tenu compte en plaçant les papillons à coloration monotone au bas de l'échelle en haut de laquelle nous trouvons les espèces à l'ornementation brillante où le rouge et le jaune dominent. L'ordre systématique des Lépidoptères fondé sur l'ensemble de leur organisation est donc largement confirmé par le développement ontogénétique de leur dessin et de leurs couleurs. Les causes morphologiques et physiologiques du dessin et des couleurs prouvent clairement que l'évolution des formes ne peut se faire que *dans peu de directions bien déterminées par l'organisation de l'animal et les facteurs ambiants*. C'est l'*accroissement organique* (Organisches Wachsen) qui se manifeste dans tout le domaine où nos recherches ont été portées et les relations si compliquées et si intimes entre les caractères du dessin et des couleurs des insectes et l'ensemble

de leur organisation suffisent pour démentir ceux qui recourent aux théories de sélection pour élucider les phénomènes de l'évolution. Ces rapports entre le dessin et les caractères morphologiques des ailes sont de telle importance, que, vraiment l'*évolution du dessin des insectes nous annonce l'évolution de leurs espèces*.

Les recherches qui font le sujet de ce mémoire ont été commencées en 1895 au laboratoire de l'institut zoologique de Tubingen sous la direction de feu M. le professeur Eimer.

C'est lui qui a conduit mes études dans cette direction et qui les a surveillées avec la plus grande bienveillance. Il ne m'aurait cependant pas été possible de pousser mes recherches aussi loin, sans la grande amabilité de mon chef actuel M. le professeur Ludwig dont l'obligeance jamais démentie m'a toujours pourvue du matériel nécessaire. Je dois également le remercier de m'avoir aidé de ses conseils.

A M. le professeur Vosseler et M. Fischer à Stuttgart, je suis très obligée d'avoir bien voulu m'aider à faire des photographies des Orthoptères et Névroptères et des Hémiptères Homoptères qui se trouvaient dans la collection du musée de cette ville.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Adolph (G.-E.). *Ueber Insectenflügel.* Nova Acta d. K. Leop. Carol., t. XLI, pars II, n° 3, 1879.

2. Agassiz (L.). *Notes sur la circulation des fluides chez les insectes.* Ann. des sciences nat., Zool., 3e série, t. XV, 1851.

3 *a.* Blanchard (E.). *Sur la circulation du sang chez les insectes et sur la nutrition.* Compt. rend., 1849, t. XXVIII, p. 76-78; 1851, t. XXXIII, p. 367-370.

3 *b.* — *Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les insectes.* Ann. des sciences nat., Zool., 3e série, t. XV, 1851, p. 371-376.

4. Bemmelen (Van). *Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln.* Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereniging, 2e série, Deel II, Aplevering 4.

5. Coste F.-H. Perry. *Contributions to the chemistry of insect colours.* Entomologist, vol. XXIV, July, p. 163-170; Aug., p. 186-192; Sept., p. 207-211. Abstr. Journ. R. Microsc. Soc. of London, 1891, p. 458-461.

6. Ehrmann (S.). *Das melanotische Pigment und die pigmentbildenten Zellen des Menschen und der Wirbelthiere in ihrer Entwicklung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel.* Bibliotheca Medica, D. II, Heft 6.

7 *a.* Eimer (G.-H.-Th.). *Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen*, I et II. Iena, 1889 et 1895.

7 *b.* — et Fickert. *Orthogenesis der Schmetterlinge.* Leipzig, 1897.

8. Escherich (K.). *Ueber die Gesetzmässigkeit im Abändern der Zeichnung bei Insecten.* Deutsche entomol. Zeitschr., 1892.

9. Fabre (J.-H.). *Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les insectes.* Ann. des sciences nat., 4e série, t. XIX, 1862, p. 351-382.

10 *a.* Frédéricq (M.-L.). *Sur l'hémocyanine, substance nouvelle du sang des Poulpes* (*Octopus vulgaris*). Compt. rend., t. LXXXVII, 1878.

10 *b.* — *Sur le sang des insectes.* Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e série, t. I, 1881.

11. Frenzel (J.). *Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration.* Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXVI, 1886, p. 229.

12. Griffths (P.). Compt. rend., t. CXIV et CXV.

13. Hagen (H.-A.) *Spaltung eines Flügels, um das doppelte Adernetz zu zeigen.* Zool. Anzeiger, XII Jahrg., p. 377.

14. Haase (Erich). *Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden.* Kassel, 1891, I, Th. *Entwurf eines nat. Systems der Papilioniden.*

15. Heim (M.-F.). *Sur la matière colorante bleue du sang des Crustacés.* Compt. rend., t. CXIV, 1892, p. 770.

16. Hopkins. *Pigment in yellow butterflies.* Nature, vol. XL, p. 335.

17. Kunckel d'Herculais (M.) *Le criquet pèlerin* (*Schistocera peregrina* Oliv.)

et ses changements de coloration. Rôle des pigments dans les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse qui accompagnent la métamorphose. Compt. rend., t. CXIV, 1892, p. 240.

18. LEYDIG (F.). *Bemerkungen über Farben der Hantdecke und Nerven der Drüsen bei Insecten.* Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XII, 1876, p. 536-550.

19 *a.* LINDEN (von M.). *Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXI (Tübinger Zoolog. Arbeiten, Bd. II, n° 1). Inaug. Diss.

19 *b.* — *Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung des Schmetterlingsflügels in der Puppe.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXV, 1 Heft., 1898.

20. LOEB (J.). *A contribution to the physiology of coloration in animals.* Journ. of Morphology (Whitman), vol. VIII, 1893.

21. PETRUNCKEWITSCH (A.). *Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica.* Zool. Jahrb. Abt. f, Anatomie und Ontogenie, Bd. XIII, Heft. 1.

22. POULTON. *The experimental proof that the colours of certain Lepidopterous larvae are largely due to modified plant pigments.* Nature, vol. XLVIII, 1893, p. 239.

23 *a.* MAYER (A.-G.). *On the colour and colorpatterns of moths and butterflies.* Bullet. of the Mus. of comp. Zool. Harward College, vol. XXX, n° 4.

23 *b.* — *The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths.* Bullet. of the Mus. of comp. Zool. Harward College, vol. XXIX, n° 5.

24. REDTENBACHER (JOSEF). *Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten.* Ann. d. K. K. Naturhist. Hofmuseums Wien, Bd. I, 1886.

25. SIMROTH. *Versuch einer Naturgeschichte d. deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten,* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLII.

26. SCHÄFFER (CÆSAR). *Beiträge zur Histologie der Insecten.* Zoologische Jahrbücher, Bd. III, Heft. 4 Abt. f. Anatomie.

27. SPULER (A.). *Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII, 1892.

28. STANDFUSS. *Ueber die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadimus bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten.* Leipzig, 1894.

29 *a.* URECH (F.). *Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von V. urticæ und V. io.* Zool. Anzeiger, n° 380, 1891.

29 *b.* — *Beiträge zur Kenntniss der Farbe von Insectenschuppen,* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVII[2], 1892.

29 *c.* — *Beobachtung von Compensationsvorgängen in der Farbenzeichnung Bzw. unter den Schuppenfarben an durch thermische Einwirckungen entstandenen Aberrationen und subspecies einiger Vanessaarten.* Zool. Anzeiger, n[os] 500, 501, 502; 1896.

30. WIENER (O.). *Farbenphotographie durch Körperfarben u. mechanische Farben. anpassung in der Natur.* Ann. d. Physik u. Chemie, Neue Folge, Bd. LV, p. 225, 1895.

31. WEISMANN (A.). *Studien zur Denscedenztheorie.* Leipzig, Engelmann, 1874.

32. ZENNECK (J.). *Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen (Tropidonotus natrix).* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, Inaug. Diss., 1894.

REMARQUES SUR LA TERMINOLOGIE EMPLOYÉE

La terminologie employée dans le mémoire est basée sur les schémas 1 et 2, tableau I. Il est nécessaire que je dise d'abord que pour la nomenclature des nervures, je me suis servi de celle qui est adoptée dans l'entomologie et qui note le cours des nervures par rapport aux dimensions de l'aile et non à celles du corps. Je nomme donc les nervures qui traversent l'aile de la base à son apex : *nervures longitudinales* et celles qui sont orthogonales aux premières : *nervures transversales.* Si je voulais rapporter les nervures à l'axe du corps, c'est-à-dire aux trachées principales parallèles à l'axe du corps, il faudrait appeler les nervures longitudinales, qui sont orthogonales aux branches principales du système de trachées des nervures transversales et *vice versa.*

Pour le dessin, au contraire, j'ai adopté les termes que Eimer a introduits dans la science et qui se rapportent tous à l'axe du corps. Nous verrons donc des bandes *longitudinales* suivant les nervures transversales et des bandes *transversales* longeant les nervures longitudinales. Cette nomenclature contradictoire ne m'est point du tout sympathique, mais je ne veux pas changer les noms des nervures, parce qu'ils sont depuis si longtemps employés qu'un changement ne pourrait que causer les difficultés sans fin. Mais je ne veux pas non plus copier la nomenclature du dessin sur celle des nervures, parce que je la trouve, au point de vue morphologique, beaucoup mieux choisie que la première. Les temps où on décrivait une petite partie du corps comme un tout n'existent plus; depuis qu'un Cuvier et qu'un Lamarck nous ont montré les relations morphologiqnes et physiologiques de tous les organes entre eux, nous ne pouvons plus considérer une partie du corps sans la rapporter au tout.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — *Schéma de la disposition des nervures dans l'aile du papillon.*

A. Bord antérieur ou externe, côte.
B. Bord marginal ou terminal.
C. Bord interne ou postérieur.
D. Cellule ou cellule discoïdale.
E. Angle apical ou apex.
F. Angle interne.
G. Base de l'aile.
a. Nervure costale.
b. Nervure sous-costale.
c'c''c'''. Nervures discocellulaires (ouverture de la cellule).
d. Nervure médiane.
e. Nervure radiale.
I-IV. Espaces internervuraux costaux.
1-9. Espaces internervuraux marginaux.
a,*b*,*d*,*e*. Nervures longitudinales.
e'c''c'''. Nervures transversales.

Fig. 2. — *Schéma des bandes de Papilio podalirius.*

I-XI. Bandes longitudinales.
p. Bande de parade.

Fig. 3. — *Schéma de l'œil de Vanessa io.*

a. Pupille.
b. Prunelle.
c. Iris.
d. Bercles.

Fig. 4, 5. 6. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Thais rumina* L.

PLANCHE II

Fig. 7-11. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Thais polyxena* L.

PLANCHE III

Fig. 12-15. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Papilio podalirius* L.

PLANCHE IV

Fig. 16-20. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Papilio machaon* L.

PLANCHE V

Fig. 21, 22, 23. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Thecla quercus* L.
Fig. 24, 25. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa levana* L.

PLANCHE VI

Fig. 26, 27. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa levana* L.
Fig. 28, 29, 30. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa urticæ* L.

PLANCHE VII

Fig. 31, 32. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa urticæ* L.
Fig. 33, 34, 35. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa io* L.

PLANCHE VIII

Fig. 36. — Dernier stade de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa io* L.
Fig. 37, 38 39. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Vanessa atalanta* L.

PLANCHE IX

Fig. 40, 41. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Venessa atalanta* L.
Fig. 42, 43, 44. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Limenitis sibilla* L.

PLANCHE X

Fig. 45. — Dernier stade de l'ontogenèse du dessin de *Limenitis sibilla* L.
Fig. 46, 47, 48. — Différents stades de l'ontogenèse de *Argynnis paphia* L.
Fig. 49, 50. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Deilephila porcellus* L.

PLANCHE XI

Fig. 51, 52. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Hylophila prasinana* L.
Fig. 53, 54. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Lasiocampa potatoria* L.
Fig. 55, 56. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Gastropacha neustria* L.

PLANCHE XII

Fig. 57, 58, 59. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Gastropacha quercus* L.

Fig. 60, 61. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Platysamia cecropia*.

PLANCHE XIII

Fig. 62, 63. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Platysamia cecropia*.
Fig. 64, 65, 66. — Différents stades de l'ontogenèse du dessin de *Drepana falcataria* L.
Fig. 67. — Premier stade de l'ontogenèse du dessin de *Harpyia vinula* L.

PLANCHE XIV

Fig. 68, 69. — Derniers stades de l'ontogenèse du dessin de *Harpyia vinula* L.
Fig. 70, 71. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Notodonta tremula* L.
Fig. 72, 73. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Gonophora derasa* L.
Fig. 74, 75. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Thyasira batis* L.

PLANCHE XV

Fig. 76, 77. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin du *Thyatira batis* L.
Fig. 78. — Un stade de l'ontogenèse du dessin de *Rumia luteolata* L.
Fig. 79. — Un stade de l'ontogenèse du dessin de *Tonosoma linearia* Hb.
Fig. 80, 81. — Deux stades de l'ontogenése du dessin de *Abraxas grossulariata* L.
Fig. 82, 83. — Deux stades de l'ontogenèse du dessin de *Eupitecia tamarisciata* Frr.

PLANCHE XVI

Fig. 84. — *Myrmeleon papilionides* Rez. Libanon. Les nervures transversales colorées.
Fig. 85. — *Myrmeleon sp.* Laghuat. Commencement de la formation de grandes taches et de bandes longitudinales.
Fig. 86. — *Myrmeleon sp.* Le dessin se compose de petites taches sur les points de section des nervures transversales.
Fig. 87. — *Myrmeleon speciosŭs.* L. Cap. Formation de bandes et de taches longitudinales.
Fig. 88. — *Myrmeleon sp.* Nard Punjab. Bandes longitudinales.
Fig. 89. — *Ascalaphus cordyranensis*. Magelonen. Le dessin est réduit à deux bandes et à une tache.
Fig. 90. *Myrmeleon circuiter.* Volh. Victoria. Réduction du dessin.
Fig. 91. — *Libellula pulchella* (Am. bor.) Commencement de la réduction des bandes longitudinales.
Fig. 91 *a*. — *Libellula trimaculata*. Union des bandes médiales.
Fig. 92. — *Libellula sp*. La réduction des bandes a fait des progrès.
Fig. 93 *Nemoptera cora* (Syrien). - Le dessin en bandes longitudinales se compose de bandelettes.
Fig. 94. — *Aeschna sp.* Valdivia. Réduction de bandes à de petites taches.
Fig. 95. — *Libellula depressa* L. Réduction de bandes parfaites.

PLANCHE XVII

Fig. 96. — *Phenax variegata* (Surinam). Les bandelettes se trouvent sur les nervures transversales.

Fig. 97. — *Platypleura sp.* Les bandelettes se trouvent sur des plis, restes de nervures transversales.
Fig. 98. — *Baetis fluminium* ♀ Subimago Pictet : Ephémerines. Pl. 18, fig. 1.
Fig. 89. — *Cloë fasciats* Pictet : Éphémerines. Pl. 41, fig. 4.
Fig. 100. — *Baetis fluminum* ♂ Subimago Pictet : Ephémerines. Pl. 18 fig. 1.
Fig. 101. — *Potamanthus castaneus* d'après nature.
Fig. 102. — *Tosena fasciata.* Forme presque unicolore.
Fig. 103. — *Tacua speciosa* A. et Sev. (Bornéo). Forme unicolore.
Fig. 104. — *Oxypleura limbata* F. (Sierra Leone). Bandes longitudinales.
Fig. 105. — *Topha sp.* (Sydney). Coloration des nervures transversales et longitudinales.
Fig. 106. — *Ephemera guttulata* Pictet : Ephémérines. Pl. 8, fig. 4.
Fig. 107. — *Cloë undata* Pictet : Éphémérines. Pl. 41, fig. 5.
Fig. 108. — *Dundubia obtecta* F. (Dehra Dun). Coloration des nervures transversales et des extrémités des nervures longitudinales.
Fig. 109. — *Dundubia imperatoria* (West. Am. et Borneo). Restes de taches sur les nervures transversales et aux extrémités des nervures longitudinales.
Fig. 110. — *Huechys incarnata* A. S. (Java). Colorations des nervures.

PLANCHE XVIII

Fig. 101. — Coupe transversale à travers les ailes d'une chrysalide de *Papilio podalirius.* Les canaux sanguins contiennent du sang coagulé (Zeiss : Obj. AA. Oc. 1).
Fig. 112. — Dispositions des canaux sanguins dans l'aile inférieure d'une très jeune chrysalide de *Vanessa prorsa.* Réseau primitif des canaux sanguins. Les contours de l'aile de l'insecte parfait sont démarqués par le canal transversal qui retranche la pointe de l'aile chrysalidaire (Zeiss : Obj. AA. Oc. 1).
Fig. 113. — Coupe à travers l'aile supérieure de la chrysalide de *Papilio podalirius.* L'aile a été coupée parallèlement à sa surface (Zeiss : Obj. a^2. Oc. 3).
Fig. 114. — Coupe transversale à travers les ailes d'une chrysalide de *Vanessa urticæ,* peu de temps après sa transformation en chrysalide. Les prolongements des cellules épithéliales s'unissent pour former les membranes des canaux sanguins (Zeiss : Obj. AA. Oc. 3).

PLANCHE XIX

Fig. 115. — *Chrysalide de Papilio podalirius.* Rapports entre le dessin de l'insecte et la disposition des nervures transversales de l'aile chrysalidaire, démarquées sur l'enveloppe de la chrysalide (Agrandissement 3-4).
Fig. 116 et 124. — Épithélium dans le thorax de la chrysalide de *Vanessa urticæ* contenant différents pigments (Zeiss : Immersion homog. Oc. 3).
Fig. 117. — *Chrysalide de Saturnia pavonia.* Relief des ailes à la place de l'œil (Agrandissement 3-4).
Fig. 118. — Coupe transversale par une nervure de l'aile de *Acridium* : *tr.* trachée ; *v.* vaisseau sanguin ; C, partie chitinisée de la nervure ; N, noyaux des cellules épithéliales qui contiennent du pigment brun (Zeiss : Obj. DD. Oc. 3).

Fig. 119, 125, 126. — *Chrysalide de Bombyx lanestris.* — Rapports du relief des ailes avec la segmentation du corps et avec le dessin du papillon.

Fig. 120, 121. — Globules sanguines de la chrysalide de *Vanessa urticæ*, contenant des matières colorantes (Zeiss : Immersion homog. Oc. 3).

Fig. 122. — Coupe transversale par une nervure longitudinale d'une Ephémérine. Distribution de la matière colorante (Zeiss : Obj. DD. Oc. 3).

Fig. 123. — Cellules épithéliales de l'aile d'un jeune *Acridium* contenant un colorant vert bleuâtre. La larve a été conservée dans du Formol (Zeiss : Obj. F. Oc. 3).

PLANCHE XX

Fig. 127, 128. — Coupe par l'épithélium de l'intestin d'une chenille de *Vanessa io* se transformant en chrysalide (Zeiss : Obj. AA. Oc. 3; Obj, DD. Oc. 3). *m.* Membrane basale; *n*, noyaux; *i*, coagulations roses dans le lumen de l'intestin.

Fig. 129. — Coupe à travers l'aile d'une chrysalide de *Vanessa atalanta* (Zeiss : Obj. DD. Oc. 3).

Fig. 130. — Aile larvale d'un *Acridium.* L'aile a été conservée dans du baume du Canada.

Fig. 131. — Coupe à travers l'aile d'une chrysalide de *Vanessa atalanta.* ayant atteint sa coloration parfaite (Zeiss : Obj. F. Oc. 1).

Fig. 132. — Coupe sagittale à travers une chrysalide de *Vanessa levana* âgée de trois jours. La matière colorante se répand dans le corps de la chrysalide.

Fig. 133. — Coupe à travers une chenille un peu plus âgée de *Vanessa io* (Zeiss : Obj. AA. Oc. 1).

Fig. 134. — La même coupe que fig. 132 vue les stigmates à plus fort grossissement (Zeiss : Obj. DD. Oc. 1).

Remarque. — Les figures des planches I-XV et XVIII-XX sont dessinées d'après nature. Ceux des planches XVI et XVII sont reproduites en plus grande partie, d'après des photographies faites au Musée roya d'histoire naturelle de Stuttgart.

RECHERCHES

SUR

LES POISSONS LOPHOBRANCHES

Par M. André HUOT,

Agrégé des sciences naturelles, professeur au lycée Condorcet.

INTRODUCTION

J'ai été amené très naturellement à étudier le groupe des poissons *Lophobranches*, car tous les naturalistes qui, dans les ouvrages, cherchaient des renseignements précis sur ces êtres, ne trouvaient que des descriptions vagues et incomplètes. Seule, la classification en avait été faite avec beaucoup de soins par *Duméril*. L'anatomie et la reproduction des *Lophobranches* étaient peu connues. Le nom du groupe est lui-même la cause de la persistance d'une erreur ancienne et tend à faire croire que les branchies ont une structure très différente de celle des autres poissons téléostéens. Cependant, tous ceux qui ont disséqué un Lophobranche ont vu de suite qu'ils se trouvaient en face d'une disposition très simple et rentrant dans le plan habituel. Mais il n'avait pas été fait d'étude morphologique spéciale de cet appareil branchial, et aucun croquis n'en avait été publié. Il y avait donc là une lacune à combler.

En outre, les formes extérieures de certains *Lophobranches* exotiques sont tellement étranges que j'avais eu la

curiosité d'étudier ces types si différenciés, et mon plan primitif comportait une étude générale du groupe tout entier. J'ai donc essayé de me procurer, à l'état de parfaite conservation, des spécimens de ces poissons aux formes bizarres, tels que les *Phyllopteryx* et les *Pegasus*. Je n'ai pu y réussir, et fus obligé de restreindre mon étude aux *Lophobranches* des côtes de France. Je pus trouver facilement les matériaux nécessaires à mon travail, car, au laboratoire maritime du Portel, j'avais à ma disposition certaines espèces en grande abondance, notamment *Syngnathus Dumerilii*.

Je donne au début de ce travail le tableau de classification des *Lophobranches*, d'après *Moreau*.

Classification des Lophobranches des côtes de France
(D'après Moreau).

Lophobranches.	Pectorales bien développées.	Caudale distincte..	1. *Syngnathiniens.*
		Caudale nulle.....	2. *Hippocampiniens.*
	Pectorales nulles....................		3. *Nérophiniens.*

Syngnathiniens.	Museau à peu près arrondi; anneau scapulaire complet, fermé en dessous par la première pièce impaire.	1. *Syngnathe.*
	Museau comprimé; anneau scapulaire non fermé en dessous, sans pièce impaire..............................	2. *Siphonostome*

Syngnathe. (7 espèces.)	*a.*	Angles des anneaux épineux....	7. *Phlégon.*
		Angles des anneaux non épineux.	*b.*
	b.	Museau faisant moins de la moitié de la longueur de la tête.......	6. *Abaster.*
		Museau faisant plus de la moitié de la longueur de la tête......	*c.*
	c.	Dorsale commençant sur le quatorzième anneau du tronc	5. *De Duméril.*
		Dorsale commençant après le quinzième anneau du tronc....	*d.*
	d.	Sourcil peu prononcé non continué par une arête en arrière de l'orbite.....................	4. *Éthon.*
		Sourcil continué en arrière par une arête plus ou moins prononcée..........................	*e.*

SYNGNATHE. (7 espèces.) (*suite*)	e.	Dorsale aussi longue, au moins, que l'espace qui sépare le bout du museau du bord supérieur de l'occipital................	1. *Aiguille.*
		Dorsale moins longue que l'espace qui sépare le bout du museau du bord supérieur de l'occipital..........................	*f.*
	f.	Hauteur du museau comprise cinq à six fois dans sa longueur.....	2. *Rougeâtre.*
		Hauteur du museau comprise huit fois dans sa longueur.........	3. *Ténuirostre.*
HIPPOCAMPE.		La longueur du côté externe du triangle orbito-nasal est à peine égale à la distance qui sépare la protubérance nasale du bout du museau........	1. *Moucheté.*
		La longueur du côté externe du triangle orbito-nasal est plus grande que la distance qui sépare la protubérance nasale du bout du museau........	2. *Brévirostre.*
NÉROPHINIENS.		Nageoire caudale rudimentaire ou dorsale portée sur onze à treize anneaux dont les trois ou quatre derniers appartiennent à la queue..........	1. *Entelure.*
		Nageoire caudale nulle; dorsale portée sur sept à onze anneux dont les deux ou trois premiers appartiennent au tronc.................	2. *Nerophis.*
NÉROPHIS.		Museau faisant le tiers seulement de la longueur de la tête, excavé en dessus....................	1. *Lombricoïde.*
		Museau faisant plus du tiers de la longueur de la tête........	*b.*
	b.	Museau à peu près arrondi, à bord supérieur sans crête...........	3. *Annelé.*
		Museau comprimé, haut avec une crête sur le bord supérieur....	2. *Ophidion.*
ENTELURE.		Rayons de la caudale au nombre de six..............................	1. *De mer.*
		Rayons de la caudale au nombre de cinq............................	2. *Serpentiforme.*

EXTÉRIEUR DU CORPS

La forme du corps des différentes espèces de *Lophobranches* a été étudiée depuis longtemps, et des descriptions détaillées en ont été faites par Cuvier, Duméril et d'autres

auteurs. Je résume brièvement les parties essentielles de leurs descriptions.

Le corps est allongé en général, et étroit, présentant des arêtes saillantes, d'où résulte une forme polygonale. Ces arêtes peuvent se prolonger par des épines comme dans le genre *Hippocampe*, ou porter des appendices membraneux très longs et foliacés comme dans *Phyllopteryx*. Dans quelques genres, *Entelurus*, *Nerophis*, le corps est parfaitement cylindrique, lisse, sans arêtes saillantes. Les phénomènes de mimétisme sont fréquents dans ce groupe de poissons et bien connus; tous les genres présentent la faculté de prendre très exactement la coloration du milieu où ils se trouvent. Ces faits ont été trop souvent décrits pour que j'insiste davantage.

La queue présente une nageoire caudale et alors n'est pas préhensile (*Syngnathus*) ou bien n'a pas de nageoire caudale et est préhensile (*Nerophis*). Les nageoires ventrales manquent toujours. Les pectorales manquent dans certains genres (*Nerophis*), mais alors apparaissent chez l'embryon et s'atrophient ensuite. La dorsale et la nageoire anale sont présentes.

La nageoire caudale joue un rôle peu considérable dans la natation; c'est surtout la dorsale qui intervient dans la progression, et tous les observateurs ont pu voir les déplacements se produire sans qu'il y ait de mouvements de flexion du corps. Le poisson ressemble à une baguette rigide se déplaçant au milieu de l'eau par l'action de la nageoire dorsale. Cette nageoire présente une série d'ondulations se déplaçant successivement d'arrière en avant, de telle sorte que si l'on suppose une coupe faite perpendiculairement au plan de la dorsale, on obtient une courbe sinusoïdale. Si la nageoire dorsale est coupée, les déplacements deviennent à peu près nuls. La nageoire caudale sert surtout à l'animal pour prendre un point d'appui sur le sol ou les plantes marines, et peut, dans ces circonstances, aider à la progression; mais quand le poisson

est en pleine eau, cette nageoire est à peu près inutile.

Les mouvements ondulatoires de la dorsale résultent du déplacement de ses rayons qui sont infléchis successivement, et l'un après l'autre, d'arrière en avant. On sait en effet, d'après les études de plusieurs auteurs, que les rayons de la nageoire dorsale ont une mobilité indépendante, chacun d'eux ayant ses muscles propres. Chaque rayon est mis en mouvement par une paire de muscles dont chacun s'attache, d'une part, sur l'arc neural et à la base du rayon. Il n'y a pas de muscles communs à plusieurs rayons ; ainsi s'explique l'indépendance complète des mouvements des rayons dans la natation.

Un autre fait frappe l'observateur qui observe des *Syngnathes* vivants : c'est l'indépendance dans les mouvements des deux yeux. Chacun d'eux peut être dirigé au même instant dans deux directions absolument différentes. L'un peut rester au repos et l'autre se mouvoir de divers côtés. En outre, les mouvements sont très vifs, et chaque œil passe d'une position à une autre avec une grande rapidité.

Enfin les téguments présentent une certaine rigidité et forment une armure protectrice solide. Nous allons étudier plus en détail ce système tégumentaire.

TÉGUMENTS

Au point de vue tégumentaire, nous devons considérer deux groupes, celui des *Syngnathiniens* et celui des *Hippocampiniens*. Étudions d'abord le premier. La peau est complètement nue, sans écailles, et composée de l'épiderme et du derme. Chez *Nerophis lumbricoidalis* et *Entelurus æquoreus*, l'épiderme est formé de deux assises de cellules ; la plus superficielle présente un plateau cuticulaire qui, dans sa région tout à fait extérieure, est finement strié perpendiculairement à la surface. La cuticule est interrompue çà et là par des orifices appartenant à des glandes unicellulaires produisant du mucus. Ces cellules caliciformes à

mucus sont volumineuses et s'enfoncent par leur base dans la deuxième assise épidermique, qui ne présente aucun caractère spécial (fig. 2, pl. XXVI).

Chez *Syngnathus Dumerilii*, on retrouve les deux assises de cellules épidermiques que nous venons de décrire, mais en plus vers l'extérieur, et remplaçant la cuticule, une autre assise qui est rarement conservée sur des préparations. Il faut des conditions spéciales de très bonne fixation pour observer cette assise superficielle. Elle est constituée par des cellules très allongées, à membrane très mince, à noyau en bâtonnet ; elle a un aspect de tissu palissadique, et son épaisseur est à peu près égale au double de l'épaisseur formée par l'ensemble des deux autres assises épidermiques sous-jacentes (fig. 6, pl. XXIV).

Cette assise palissadique doit être très facilement détruite, et disparaître rapidement après la mort, ou même après que l'animal a été extrait de l'eau ; c'est pourquoi il est très difficile de la fixer. Je ne l'ai pas rencontrée chez d'autres espèces que *S. Dumerilii*.

Sous l'épiderme de *S. Dumerilii*, nous trouvons le derme composé d'abord d'une couche de tissu conjonctif lâche, renfermant en abondance des cellules pigmentaires étoilées, très ramifiées, puis les écussons du tissu fibreux formant le dermo-squelette, et enfin une nouvelle couche de tissu conjonctif plus serré.

Étudions maintenant plus en détail le dermo-squelette. La rigidité du corps des *Lophobranches* est due à une sorte de cotte de mailles formée de pièces polygonales constituant un revêtement résistant, de telle sorte qu'après dessiccation, le corps garde à peu près sa forme. L'étui protecteur dermique a été décrit par plusieurs auteurs, notamment par *Peters*, *Schäff*, mais incomplètement. Il est composé d'anneaux, de pièces dures qui ne sont pas soudées complètement entre elles et permettent une certaine mobilité du corps. On distingue dans chaque segment ou anneau sept pièces dans la région du tronc et quatre dans la région cau-

dale. Ma description s'appliquera à *S. Dumerilii*, et j'emprunte les dénominations des pièces dermiques à Duméril, d'après son *Histoire naturelle des poissons* (1). Les écussons dermiques se répartissent ainsi dans la région du tronc : un *ventral médian*, deux *latéraux inférieurs* situés le long de la cavité abdominale, deux *latéraux proprement dits* longeant le milieu des flancs, deux *latéraux supérieurs* qui revêtent les parties latérales supérieures du tronc et se réunissent sur le milieu du dos (fig. 1).

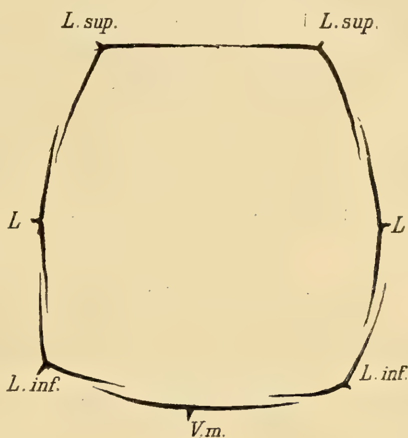


Fig. 1. — Disposition des écussons dermiques dans la région du tronc. — V.*m.*, écusson *ventral médian*; L.*inf.*, écusson *latéral inférieur*; L, écusson *latéral proprement dit*; L.*sup.*, écusson *latéral supérieur* (*S. Dumerilii*). Coupe schématique transversale.

L'écusson *ventral médian* recouvre à droite et à gauche le bord de chacun des écussons *latéraux inférieurs*, chaque pièce *latérale inférieure* a la forme d'un angle dièdre très ouvert ; une de ses faces est recouverte par la pièce *ventrale médiane*, et l'autre recouvre une des faces de la pièce *latérale proprement dite*. L'écusson *latéral* est recouvert sur une de ses moitiés, comme nous venons de le voir et recouvre la pièce *latérale supérieure*. Celle-ci a, comme la pièce *latérale inférieure* la forme d'un dièdre obtus et recouvre en partie un bord de la pièce *latérale supérieure* de l'autre côté, ou bien est recouverte par elle. Dans la région de la nageoire dorsale, les deux écussons *latéraux* n'empiètent pas l'un sur l'autre sur la ligne médiane, et laissent un intervalle libre pour les muscles et les rayons de la nageoire.

(1) Duméril, *Histoire naturelle des Poissons*, 1870. Paris, Roret.

La figure ci-contre montre d'une façon schématique la disposition de l'ensemble des écussons.

Il y a donc disposition symétrique des pièces de l'armure dermique par rapport à un plan sagittal médian, et ces pièces se recouvrent comme les tuiles d'un toit dont le faîte serait sur la ligne médiane ventrale.

La figure ci-contre fera comprendre facilement la disposition des pièces du squelette dermique.

Nous venons de voir comment les écussons dermiques sont disposés dans un anneau du tronc; voyons quels sont les rapports de ces écussons dans les divers segments successifs. Il est nécessaire pour cela de décrire en détail un écusson isolé. Nous voyons qu'il a la forme d'un dièdre à angle plus ou moins obtus, qui présente du côté externe et suivant la ligne d'intersection de ses deux faces une crête saillante, étroite à sa base, et renflée dans sa partie distale. De cette crête, que je pourrais comparer à la nervure médiane d'une feuille, partent d'autres nervures qui font saillie à la surface externe des deux pans de dièdre. Du côté interne, les deux faces de l'écusson sont à peu près lisses et sur la ligne médiane, correspondant à la crête externe, on remarque une gouttière peu accusée dans la région postérieure d'un écusson, et devenant plus profonde dans la région antérieure.


Fig. 2. — Coupe transversale schématique d'un écusson dermique de *S. Dumerilii.*

La coupe transversale ci-contre montre la forme d'un écusson et, du côté externe, on observe la coupe de quelques-unes des nervures saillantes à la surface (fig. 2).

Chaque écusson est recouvert en partie par un écusson de l'anneau postérieur. Il y a donc encore ici, dans le sens de l'allongement du corps, imbrication très régulière ; la gouttière d'une plaque dermique recouvre la crête de la plaque précédente en s'emboîtant intimement avec elle.

Sur des coupes transversales faites dans la totalité du

corps, les pièces dermiques restent parfaitement en place, et il est alors facile de voir leurs rapports. Au point où une pièce recouvre la pièce antérieure, celle-ci présente un bouton renflé à pédoncule étroit, et on voit ce bouton renflé s'engager dans une cavité de même forme, comme un condyle s'engageant profondément dans une cavité articulaire. Les différents écussons tiennent donc ensemble solidement et forment une cuirasse résistante. La figure 3 montre comment deux écussons successifs s'emboîtent d'avant en arrière.



Fig. 3. — Coupe transversale schématique faite dans la région où deux écussons se recouvrent d'avant en arrière. La pièce recouverte présente sur cette coupe une tête renflée s'engageant dans une cavité de la pièce recouvrante. *S. Dumerilii.*

SQUELETTE DERMIQUE DANS LA RÉGION CAUDALE

Dans la région caudale de la femelle, le corps a une section transversale à peu près carrée, et il y a seulement quatre écussons dermiques, deux *latéraux supérieurs* et deux *latéraux inférieurs*. Les écussons *latéraux proprement dits* et l'écusson *ventral médian* ont disparu en passant de la région abdominale dans la région caudale.

Chez le mâle, la poche, comme nous l'avons vu, présente une certaine rigidité de ses parois; chaque paroi contient en effet dans la partie la plus rapprochée du corps des pièces dermo-squelettiques. Les pièces *latérales inférieures* chez la femelle ont chacune la forme d'un dièdre de 90° environ. Pour comprendre comment ses pièces se modifient pour soutenir les parois de la poche, il suffit de supposer que la crête médiane qui occupe le sommet de l'angle dièdre se prolonge beaucoup de manière à former une lame qui s'étend jusque vers le milieu d'une des parois du marsupium. En d'autres termes, chaque pièce *latérale inférieure* pourra être considérée comme étant formée par la réunion de trois plans qui se coupent suivant une même

ligne d'intersection. La figure 1, pl. XXVI, *li*, montre cette pièce en coupe transversale *in situ*.

Le squelette dermique que nous venons de décrire chez *S. Dumerilii* est fondamentalement le même dans les genres *Nerophis*, *Entelurus*, *Hippocampus*. Dans ce dernier genre les écussons dermiques ont une crête médiane qui devient très saillante vers son milieu et forme une pointe qui est plus ou moins développée suivant les différentes régions du corps que l'on considère.

C'est surtout dans la région céphalique que l'on rencontre des épines très saillantes, rigides, dont la disposition et la forme varient suivant les espèces. Ces prolongements souvent très longs ont attiré mon attention, car il semblait naturel de croire qu'ils pouvaient contenir des terminaisons nerveuses et servir en quelque sorte d'organes du toucher. Je me suis adressé de préférence à ceux qui se trouvent en avant de la tête, dans le voisinage de la base du museau. L'épiderme qui les recouvre ne présente rien de particulier et est le même que celui qui recouvre le reste des téguments.

La nature du squelette dermique est la même chez tous les *Lophobranches*. Sur des coupes minces, il présente une structure fibreuse, c'est-à-dire paraît formé de longues fibres parallèles entre elles et à la surface de l'épiderme, et très serrées les unes contre les autres. On ne trouve, dans ce tissu, aucune cellule conjonctive ou cartilagineuse ; il n'y a pas non plus trace de matière calcaire. On peut le dissoudre facilement dans la potasse caustique, où il se gonfle d'abord avant dissolution. Les acides chlorhydrique et azotique le dissocient en longues fibrilles très minces.

Chez les embryons de *S. Dumerilii*, les écussons dermiques apparaissent d'abord sous forme de quelques fibres conjonctives parallèles à la surface du tégument ; ces fibres augmentent en nombre, se serrent fortement de manière à former un tissu très dense. Le squelette dermique est donc constitué uniquement par du tissu conjonctif fibreux.

J'ai laissé de côté jusqu'ici l'étude de l'épiderme dans le genre *Hippocampus*. Il diffère essentiellement de celui des *Syngnathiniens* par la présence d'écailles, et a été décrit par d'autres auteurs. Les écailles naissent dans les cellules de l'épiderme; chaque écaille prend naissance dans une cellule unique de l'épiderme de l'embryon et se compose d'une partie basilaire renflée et d'une pointe saillante à la surface des téguments.

Plus tard, plusieurs écailles voisines peuvent fusionner ensemble par leurs bases; chez les individus âgés, les pointes de ces différentes écailles soudées disparaissent, et on a alors des petites masses sphériques ou polyédriques formées de couches calcaires concentriques, et disposées à la surface de l'épiderme (1).

APPAREIL DIGESTIF

Dans la description que je vais faire de l'appareil digestif, je prendrai comme type le genre *Syngnathe*, et ensuite, je citerai les modifications essentielles que présente cet appareil dans les autres genres.

La cavité buccale ne présente pas d'appareil masticateur, les *Lophobranches* se nourrissant de petits animaux ou de débris organiques; elle a la forme d'un long tube et je dirai plus loin, à propos du squelette, comment se fait l'ouverture de la bouche. On ne trouve pas trace de dents ou de papilles cornées, ni de langue. L'épithélium qui tapisse la cavité buccale contient un grand nombre de cellules caliciformes à mucus. On trouve ensuite le pharynx percé de fentes branchiales, puis un œsophage court présentant à l'intérieur un grand nombre de plis longitudinaux.

L'estomac est mal délimité en avant et en arrière; il forme un léger renflement allongé, ayant un diamètre à

(1) Franz, *Eilhard Schulze. Uber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren* (Arch. für Mikroskopic. Anatomie, Bd. V, 1869).

peine plus grand que l'intestin. Sa structure permet néanmoins de le distinguer de l'œsophage qui précède; la paroi stomacale présente un grand nombre de glandes en tube, qui n'existaient pas précédemment. L'intestin est droit et aboutit à un rectum court dont il est séparé par une valvule en forme de bourrelet annulaire.

Chez les *Hippocampiniens*, l'estomac présente un développement relatif plus considérable que chez les autres *Lophobranches*. L'intestin grêle n'est pas rectiligne, mais présente un certain nombre de sinuosités. Ce fait s'explique par le peu de longueur de la cavité abdominale chez *Hippocampus*.

Foie. — Le foie des *Syngnathiniens* est une glande volumineuse qui s'étend depuis le diaphragme jusque vers la partie postérieure de l'estomac. Il se trouve situé du côté droit ; sa face externe est convexe et moulée sur la paroi du corps; sa face interne est concave et moulée sur le tube digestif contre lequel elle s'applique. Un sillon transversal situé vers la moitié de la longueur divise la glande en deux lobes principaux. De la face interne concave naissent des canaux hépatiques qui se réunissent en un seul conduit d'où partent le canal cystique allant à une vésicule biliaire et un canal cholédoque aboutissant dans l'estomac vers sa région médiane. Ajoutons immédiatement que le cholédoque s'ouvre très en arrière du canal pancréatique chez tous les *Lophobranches* que nous avons étudiés; chez un *Syngnathe aiguille* dont la longueur totale atteignait 23 centimètres, le canal pancréatique s'ouvrait dans la région antérieure de l'estomac et le cholédoque 7 millimètres en arrière (fig. 3, pl. XXIII).

Ce caractère est constant dans tout le groupe, et j'ai pu le mettre en évidence par des dissections et des coupes en série.

Dans le genre *Hippocampus*, le foie n'est pas aussi simple; il se compose de deux parties réunies par un pédoncule étroit. La partie antérieure est bilobée; la partie posté-

rieure est la plus volumineuse. Entre les deux se trouve la vésicule biliaire.

La structure du foie des *Lophobranches* est la même que celle des autres *Téléostiens*.

Les appendices pyloriques font défaut dans tous les genres étudiés et je n'en ai jamais vu trace chez l'embryon.

Pancréas. — Le pancréas est toujours très développé ; il se compose de deux parties distinctes. La première est formée de deux traînées accompagnant l'intestin depuis le milieu du rectum en arrière jusqu'à la région pylorique stomacale en avant; l'une de ces traînées est parcourue dans toute son étendue par l'artère intestinale antérieure et se trouve sur le côté gauche de l'intestin; l'autre est parcourue par la veine porte intestinale et est située du côté droit. Autour de chaque vaisseau sanguin occupant l'axe d'une de ces masses glandulaires, se trouvent des amas de cellules prismatiques, et, plus à l'extérieur, du tissu adipeux abondant et de couleur blanc nacré.

En avant, les deux traînées pancréatiques se fusionnent en une seule qui accompagne la veine porte et vient alors se continuer par la masse pancréatique antérieure. Dans la région du foie, en effet, le pancréas existe aussi, mais peu visible au premier abord, car il se trouve situé à la face interne concave de la glande hépatique ; il forme des traînées ramifiées, diffuses et n'est pas aussi aggloméré qu'il l'était dans la région intestinale. Les ramifications de la veine porte à la surface du tissu hépatique, les canaux hépatiques, cystique, cholédoque sont entourés par un gaine grisâtre, translucide et constituée par des cellules pancréatiques. Ce pancréas diffus accompagne même les canaux hépatiques et les ramifications de la veine porte à une certaine profondeur, à l'intérieur du foie. Sur des coupes, on voit des îlots de tissu pancréatique s'enfoncer dans le foie et arriver même dans le voisinage immédiat de la surface externe de la glande hépatique. Cet

aspect étonne au premier abord et une étude plus attentive montre que les deux glandes sont bien distinctes cependant, et séparées par un endothélium. Le pancréas diffus a envoyé en quelque sorte dans le foie des ramifications qui y ont pénétré profondément dans tous les sens en repoussant devant elles le péritoine qui entoure la glande hépatique. — M. Laguesse a décrit ces faits chez le *Syngnathe aiguille* et d'autres poissons. La pénétration du pancréas dans le foie est en effet très marquée dans toutes les espèces du genre *Syngnathe*; cette disposition se retrouve chez les autres *Lophobranches*, mais est un peu moins accentuée. Dans les genres *Nerophis* et *Hippocampus* le pancréas se retrouve à l'état diffus, à la face interne du foie, et y creuse en quelque sorte des sillons, sans pénétrer profondément.

Dans tous les genres que j'ai étudiés, et quel que soit l'état de diffusion du pancréas, il n'y a qu'un seul conduit pancréatique aboutissant dans l'estomac.

Mésentère. — Depuis longtemps, on a signalé l'absence de mésentère chez les *Lophobranches* sauf le genre *Hippocampus*. En effet, chez *S. acus* et *S. Dumerilii* adultes, dans les genres *Nerophis*, *Entelurus*, on n'en trouve pas trace. J'ai recherché ce mésentère dans l'appareil digestif de l'embryon et j'ai constaté sa présence, et sa disparition rapide. Des embryons jeunes, à gros sac vitellin, possédent un mésentère formé de deux lames endothéliales très minces. Dans des embryons plus âgés et bien avant l'éclosion cependant, on ne trouve plus que quelques brides mésentériques, dans la région de l'intestin postérieur. Ces derniers vestiges du mésentère disparaîtront eux mêmes bientôt.

Chez l'adulte, j'ai recherché le mésentère sur des coupes sériées, espérant trouver quelques restes de cet organe, sous forme de raphé dorsal adhérant au rein ; des individus de *S. Dumerilii*, de *Nerophis lumbricoïde* ne m'ont pas présenté la moindre trace de mésentère.

Moreau a signalé l'existence d'un mésentère entre les différentes anses de l'intestin de *Hippocampus guttulatus*; ce mésentère existe en effet réduit à une lame très mince, et seulement dans la région intestinale; on ne le rencontre pas dans la région stomacale, où il existait chez l'embryon, mais a disparu de très bonne heure.

Mode d'ouverture de la bouche. — Les auteurs qui ont décrit l'appareil digestif des *Lophobranches* se sont occupés du mécanisme de l'ouverture du tube buccal. Duméril a étudié ce phénomène et mes conclusions ne sont pas tout à fait conformes aux siennes. Je vais d'abord décrire les parties essentielles du squelette de la face et de l'appareil hyoïdien. J'ai étudié des embryons de *S. Dumerilii*, *acus*, de *Hippocampus guttulatus*, au moment de leur sortie de la poche, soit sur le vivant, au compresseur, soit sur des préparations coloriées et montées au baume. Enfin les résultats ont été contrôlés sur des coupes transversales et sagittales. L'étude de l'adulte faite par des dissections et des coupes montre d'ailleurs que le squelette de la face et de l'appareil hyoïdien n'est pas sensiblement différent de ce qu'il est chez l'embryon.

L'*hyomandibulaire* s'articule avec la base du crâne et se prolonge par un *symplectique* d'une longueur démesurée, très grêle, ayant la forme d'une baguette cylindrique. Ce *symplectique* se rencontre donc dans toute l'étendue du tube buccal, sur les côtés et à la face inférieure; il s'articule avec l'os *carré* qui n'est pas distinct des cartilages *palato-ptérygoïdiens* et *métaptérygoïdiens*. Enfin l'os *carré* s'articule avec le *maxillaire inférieur*. A la partie supérieure du tube buccal, nous rencontrons une apophyse *ethmo-palatine* des *trabécules* formant le *maxillaire supérieur*.

Étudions maintenant l'appareil hyoïdien. Au point où l'*hyomandibulaire* se réunit au *symplectique*, se rencontre un os à peu près sphérique, l'*interhyal*, qui lui même s'articule avec le *cératohyal*, os long; en dedans des deux *cératohyaux* se trouvent deux cartilages *hypohyaux* un peu

moins long que les précédents. Les figures 4 et 5 montrent les différents cartilages que nous venons d'énumérer, en place sur l'embryon examiné au microscope et vu en coupe optique.

La figure 6 montre une coupe transversale de la tête, et nous constatons alors que les *cératohyaux* et les *hypohyaux* forment par leur ensemble une sorte de triangle dont la base s'articule avec le crâne et dont le sommet est libre

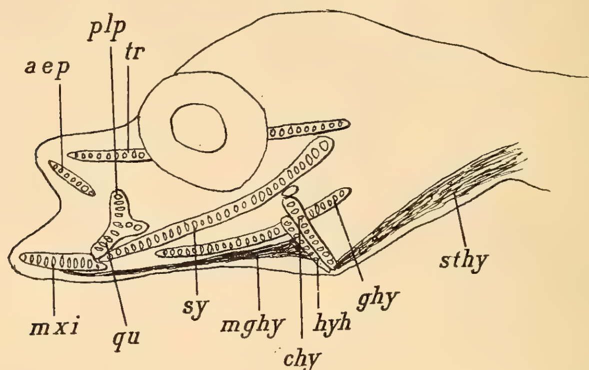


Fig. 4. — Vue de profil de la tête d'un embryon de *Syngnathus Dumerilii*, la bouche étant ouverte. L'embryon était monté au baume et a été dessiné à la chambre claire suivant une coupe optique. — *mxi*, maxillaire inférieur; *aep*, apophyse ethmopalatine; *tr*, trabécule; *qu*, carré; *plp*, palatoptérygoïde; *sy*, symplectique; *glh*, glossohyal; *hyh*, hypohyal; *ihy*, interhyal; *hymd*, hyomandibulaire; *mpt*, métaptérygoïde; *chy*, cératohyal; *mghy*, muscle géniohyoïdien; *sthy*, muscle sternohyoïdien.

du côté ventral. Ce triangle est dans un plan transversal perpendiculaire au plancher de la cavité buccale.

Tous les cartilages que nous venons d'énumérer sont pairs. Sous l'épithélium ventral de la cavité buccale nous trouvons en outre un cartilage allongé cylindrique qui ne s'articule avec aucun autre cartilage; c'est le *glossohyal.* Les figures 5 et 6 montrent ce cartilage en place et ses rapports avec les organes voisins; le *glossohyal* est un cartilage impair. Nous aurions pu décrire les éléments de ce squelette d'une façon plus détaillée; mais le but que nous voulons atteindre est seulement de faire comprendre le

mécanisme d'ouverture de la bouche, et les figures du texte suppléeront facilement une longue description.

Il nous reste à dire comment ces différentes pièces cartilagineuses sont mises en mouvement. Quand la bouche est ouverte (fig. 4), l'ensemble des *cératohyaux* et des *hypohyaux* forme une saillie très visible extérieurement à la face ventrale sous la gorge; le triangle dont nous avons parlé précédemment est tout à fait perpendiculaire au plancher de la cavité buccale et même incliné légèrement en arrière, comme le montre la figure 4. Quand la bouche

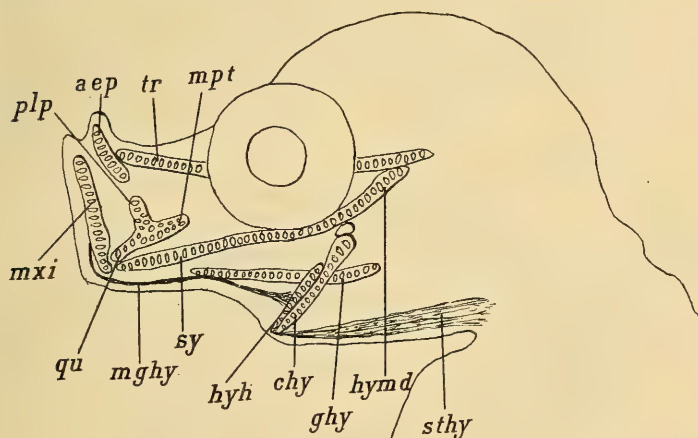


Fig. 5. — Vue de profil d'un embryon de *Hippocampus guttulatus*. Mêmes lettres que dans la figure précédente. La bouche est fermée.

se ferme, le triangle se rabat vers la partie antérieure, sa base faisant charnière avec les *interhyaux*. La figure 5 montre précisément un embryon, la bouche étant fermée. On pourrait encore comparer l'ensemble des *cératohyaux* et *hypohyaux* à un mât de navire dont la base s'articule avec l'*interhyal* et qui est dressé perpendiculairement au plancher de la cavité buccale.

Le sommet de ce mât se rabat tantôt en avant, tantôt en arrière sous la gorge, suivant que la bouche est fermée ou ouverte ; sous le tube buccal se trouve une gouttière pour loger le triangle quand il est rabattu en avant.

Voyons maintenant quels sont les muscles, agents actifs de ces différents mouvements :

Un muscle volumineux formé de deux moitiés symétriques s'attache sur la ceinture scapulaire, en arrière ; il est formé de deux faisceaux, dont un passé à droite et l'autre à gauche du cœur ; ces deux faisceaux s'accolent ensuite sur la ligne médiane, et sont situés ventralement au-dessous du bulbe et de l'artère branchiale ascendante. Ils vont enfin s'insérer sur la partie distale des cartilages *hypobranchiaux*. Ce muscle est le *sterno-hyoïdien*. La contraction a pour effet de rabattre en arrière le sommet du triangle hyoïdien.

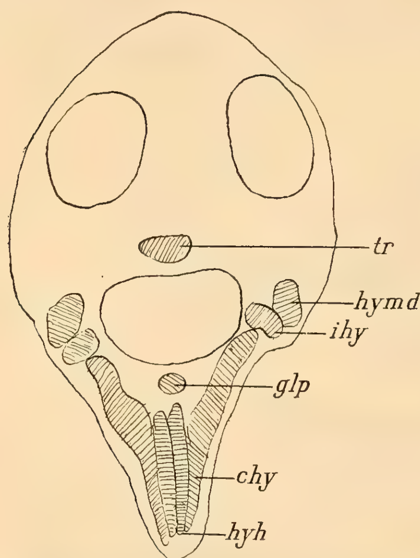


Fig. 6. — Coupe transversale dans la tête de *Syngnathus Dumerilii*, au niveau de l'interhyal, la bouche étant ouverte. — *tr*, trabécule ; *hymd*, hyomandibulaire ; *ihy*, interhyal ; *chy*, cératohyal ; *hyh*, hypohyal ; *glh*, glossohyal.

Un autre muscle, le *génio-hyoïdien*, est attaché à la base d'un *hypobranchial* d'une part, et d'autre part sur le tiers antérieur du cartilage *glosso-hyal*. Il s'attache en ce point par quelques fibres tendineuses, puis se reforme pour donner naissance à un autre faisceau musculaire qui s'attache sur le *maxillaire inférieur* sur la face interne et à la base de ce cartilage. On peut, au lieu de considérer ce muscle *génio-hyoïdien* comme ayant deux ventres, le considérer comme formé de deux muscles distincts, situés dans le prolongement l'un de l'autre. J'aime mieux le considérer comme un muscle *digastrique ;* c'est ce muscle que Duméril décrit comme un ligament dont le rôle serait purement passif.

Le *sterno-hyoïdien*, se contractant, tire en arrière le point d'insertion du *génio-hyoïdien* qui se contracte à son tour et entraîne en arrière le cartilage *génio-hyal*. En même temps il abaisse le *maxillaire inférieur*. Mais la contraction de l'un n'entraîne pas forcément la contraction de l'autre, et il nous a été donné souvent d'observer le *sterno-hyoïdien* contracté sans que le *maxillaire inférieur* soit abaissé, ce qui n'arriverait pas si le *génio-hyoïdien* était simplement un ligament tendineux.

Les muscles qui ferment l'orifice buccal sont au nombre de deux principaux : d'abord un muscle réunit l'un à l'autre les deux maxillaires inférieurs et les rapproche, par sa contraction. Enfin le *masséter* a la même disposition que chez les autres poissons.

VESSIE NATATOIRE

La vessie natatoire existe chez tous les *Lophobranches*, et sa situation est la même que chez les autres *Téléostéens*. Elle ne communique pas avec le tube digestif chez l'adulte. Elle est constituée par un sac membraneux à paroi mince, qui en avant présente une coloration jaunâtre ; la région colorée est massive, et sans cavité intérieure. Les régions postérieure et moyenne sont peu vasculaires, et leur paroi est mince. En approchant de la masse jaune antérieure, on constate que la paroi de la vessie devient peu à peu plus épaisse ; elle est constituée alors par un grand nombre de vaisseaux sanguins circulant entre l'épithélium interne et la membrane conjonctive qui recouvre la vessie extérieurement. L'épithélium interne présente des invaginations ressemblant tout à fait à des glandes en tube. On est frappé immédiatement par l'aspect glandulaire que présentent les coupes de cette paroi interne de la vessie (fig. 3, Pl. XXVI).

Je considère naturellement ces glandes en tube comme chargées spécialement de la sécrétion gazeuse ou de la réabsorption des gaz.

Les auteurs qui ont décrit la vessie natatoire des *Téléostéens* signalent l'absence de points rouges chez les *Lophobranches*. Or, les points rouges existent en réalité; mais au lieu de trouver des aires vasculaires limitées, séparées les unes des autres et réparties sur toute la surface de la vessie natatoire, on a des réseaux de capillaires répartis uniformément dans la région antérieure de la vessie membraneuse, et formant une sorte de gaine vasculaire complète.

La vessie natatoire se termine en cul-de-sac en avant et se trouve en quelque sorte prolongée par une partie massive, sans cavité intérieure et jaunâtre. On peut supposer que la masse jaune antérieure a la forme d'un cône qui coifferait la vessie membraneuse en avant, et dont la base serait légèrement oblique de droite à gauche, et d'avant en arrière. Il n'y a d'ailleurs pas extérieurement de démarcation tranchée entre les deux régions de la vessie; pas d'étranglement. Cependant, sur des coupes, on voit que la masse jaune et la partie membraneuse sont simplement contiguës, séparées par du tissu conjonctif qui recouvre toute la base du cône formé par la partie jaune massive, sauf en un point où les vaisseaux sanguins passent de la région postérieure dans la région antérieure.

En étudiant la masse jaune sur des coupes, on voit qu'elle est formée par un réseau de capillaires sanguins très serrés, sans cavité intérieure occupée par des gaz. Après injection de l'appareil circulatoire, on constate que la masse jaune reçoit une branche volumineuse de l'artère cœliaque qui se divise en plusieurs rameaux avant d'y pénétrer (fig. 1, Pl. XXIII).

Il en part une veine qui va rejoindre la veine porte.

L'étude du développement de la vessie natatoire montre qu'elle a pour origine un diverticulum dorsal du tube digestif. Chez l'embryon, à l'éclosion, on trouve une vessie de faibles dimensions, à parois épaisses et à cavité très réduite; elle communique avec le tube digestif par sa

région postérieure; en effet, le *ductus pneumaticus* part de la région postérieure de la vessie natatoire, à laquelle il reste accolé dans toute son étendue et s'ouvre enfin en avant dans le tube digestif. Ce canal s'oblitère plus tard et on n'en trouve plus trace chez l'adulte.

En pratiquant une série de coupes chez un embryon, d'avant en arrière, on trouve d'abord une préparation montrant, du côté dorsal de l'intestin, le point où débouche le *ductus pneumaticus*, et du côté ventral le canal pancréatique s'ouvrant dans l'intestin. Sur une coupe prise plus en arrière, on observe l'arrivée, dans le tube digestif, du canal cholédoque. Plus en arrière encore, on remarque à la face dorsale de l'intestin la vessie natatoire, et à côté d'elle le conduit pneumatophore. Enfin, la dernière coupe de notre série nous permet de constater que le *ductus pneumaticus* qui restait accolé à la vessie dans toute son étendue communique finalement avec la cavité vésicale.

APPAREIL CIRCULATOIRE

Chez tous les *Lophobranches*, l'appareil circulatoire est construit sur le même type fondamental. Le cœur présente une oreillette nettement bilobée située sur la partie dorsale du ventricule. Le ventricule est pyriforme et se continue par un bulbe contractile ne présentant pas de valvules sigmoïdes sur ses parois. L'artère ascendante qui lui fait suite donne naissance à quatre arcs aortiques de chaque côté ; le premier et le deuxième naissent chacun isolément sur cette artère ; puis, plus bas prend naissance un tronc commun qui de suite se subdivise en quatre artères qui forment les troisième et quatrième arcs aortiques. Pour voir l'origine de ces deux derniers arcs, il faut détacher l'artère ascendante en avant, puis la rabattre en arrière, le tronc commun des troisième et quatrième arcs étant très court et se ramifiant aussitôt; en observant le cœur et ses vaisseaux par la face ventrale on croit voir quatre arcs

prenant naissance séparément sur l'artère ascendante.

Chaque crosse aortique suit un arc branchial et se ramifie suivant un mode penné, pour fournir du sang à chaque houppe. Le premier arc aortique présente une disposition spéciale : la houppe de la première rangée antérieure et la plus voisine de la ligne médiane donne naissance à elle seule à une artère mandibulaire qui se dirige dans la région maxillaire. Cette artère contient donc du sang hématosé dans une seule houppe branchiale.

Les artères afférentes des branchies forment des réseaux capillaires dans les lamelles branchiales, comme nous le verrons en étudiant l'appareil respiratoire; en sortant des branchies, les artères efférentes se réunissent de suite à la face dorsale de la masse branchiale, et au niveau du bulbe, pour former l'aorte commune qui donne naissance aussitôt au tronc cœliaque. L'aorte se continue sur la ligne médiane du corps, en suivant la colonne vertébrale du côté gauche; elle donne naissance directement aux artères intercostales, à l'artère intestinale postérieure, à une artère rectale et enfin à l'artère caudale. Le tronc cœliaque suit la face ventrale de l'intestin et donne naissance aux principales artères suivantes : une artère stomacale, au niveau du cardia; une artère hépatique qui, arrivée au contact du foie, se divise en deux branches, l'une pour la région antérieure, l'autre pour la région postérieure; une artère splénique; une artère qui, après avoir fourni des rameaux récurrents à l'estomac, pénètre dans la vessie natatoire et se ramifie abondamment dans la tache jaune. Le tronc cœliaque se prolonge ensuite par une artère qui occupe l'axe de la masse pancréatique gauche; de cette artère partent des ramifications aboutissant à l'intestin et qui paraissent au premier abord être des canaux pancréatiques. Les injections et les coupes révèlent leur véritable nature et il n'y a bien en réalité qu'un seul canal pancréatique aboutissant dans l'estomac (fig. 1, Pl. XXIII).

Le sang veineux revient au cœur, de la partie postérieure du corps, par une seule veine cardinale située du côté

droit de la colonne vertébrale, et de la partie antérieure du corps par deux veines cardinales. La veine caudale se continue à plein canal par la veine cardinale unique, sans qu'il y ait de système porte rénal interposé entre ces deux vaisseaux. La veine caudale était située ventralement par rapport à l'artère caudale, dans la région de la queue; passant dans la région abdominale, elle se déplace peu à peu pour suivre le côté droit de la colonne vertébrale, et devenir la veine cardinale postérieure.

Chez de très jeunes embryons, il y a deux veines cardinales postérieures : celle du côté gauche s'étend très peu en arrière et n'est jamais représentée que par un vaisseau très court; elle s'atrophie de bonne heure et n'existe plus chez l'adulte. La veine cardinale droite reçoit les veines intercostales, comme nous le disons en faisant l'étude du rein, puis se jette dans le sinus de Cuvier.

La veine porte intestinale reçoit le sang des différents organes entourant le tube digestif; elle reçoit d'abord une veine qui se trouve située dans l'axe de la masse pancréatique intestinale droite; cette veine pancréatique ramène le sang veineux de toute la région intestinale et du pancréas. Dans la veine porte hépatique aboutissent encore, une veine revenant de la vessie natatoire, des veines stomacales, la veine splénique. Alors la veine porte pénètre dans le hile du foie et présente des ramifications parallèles à celle de l'artère hépatique (fig. 1, Pl. XXIII).

Le sang veineux circule alors dans le parenchyme du foie et forme les réseaux lobulaires habituels. Il est ramené au cœur par la veine hépatique large et très courte, sorte de sinus veineux qui se réunit au sinus de Cuvier (fig. 1, Pl. XXIII et fig. 1 et 2, Pl. XXIV).

Pour étudier la région veineuse antérieure, nous enlevons le cœur et les branchies après injection du système circulatoire. Nous sommes alors en présence, chez tous les *Lophobranches*, de deux veines cardinales antérieures ramenant au cœur le sang des différentes parties de la tête, et présen-

tant un diamètre considérable. Elles sont représentées par deux larges sinus très dilatés, à paroi mince, qui à la partie postérieure s'abouchent avec le sinus de Cuvier. Avant de se réunir à un sinus de Cuvier, chaque veine cardinale antérieure reçoit sur son bord interne une veine de Duvernoy. Pour bien voir les veines de Duvernoy, il faut, après injection, laisser en place les branchies, enlever le cœur, le bulbe et l'artère ascendante, puis deux faisceaux musculaires situés l'un à côté de l'autre sur la ligne médiane entre l'artère ascendante et le pharynx ; on met ainsi à découvert les veines de Duvernoy dans toute leur étendue. Suivons l'une d'entre elles en partant de la veine jugulaire : elle se trouve entourée tout d'abord par une masse grisâtre qui la masque en partie et n'est autre que le corps thyroïde, dont elle reçoit le sang par un grand nombre de petites veines. Elle se prolonge ensuite entre les deux masses branchiales sur la face ventrale du pharynx, et elle reçoit des veines des branchies. Les deux veines de Duvernoy sont très rapprochées l'une de l'autre sur la ligne médiane, et on comprend ainsi facilement qu'elles soient complètement masquées par l'artère branchiale ascendante (fig. 1 et 2, Pl. XXIV).

APPAREIL RESPIRATOIRE

La création de l'ordre des *Lophobranches* repose principalement sur la forme de l'appareil respiratoire. Au début même, quand cet ordre fut créé, la forme des branchies était le seul caractère sur lequel reposait la distinction des *Lophobranches* et des autres *Téléostéens*. Nous verrons dans cette étude que leurs branchies sont construites sur le type ordinaire, bien que présentant une forme extérieure très spéciale (fig. 4, Pl. XXIII).

Les chambres respiratoires communiquent avec l'extérieur chacune par un orifice expirateur situé dorsalement; cet orifice est petit, circulaire, s'ouvre et se ferme par le jeu d'un sphincter musculaire; il présente donc une forme et

une situation assez différentes de celles des autres *Téléostéens*. Il n'y a pas de squelette operculaire ni de rayons branchiostiges. On observe quatre arcs branchiaux et cinq fentes branchiales. Les arcs cartilagineux possèdent chacun, en regard des voisins, une série de prolongements digitiformes. Ces divers prolongements s'engrènent ensemble et forment un crible disposé entre le pharynx et la chambre branchiale; ce crible est destiné à retenir les corps solides de petite taille.

Avant d'étudier plus en détail les branchies, résumons leur structure chez les poissons osseux ordinaires. Les branchies des autres *Téléostéens* consistent habituellement en lamelles triangulaires attachées par leur base sur les arcs branchiaux ; chaque arc en porte deux rangées. Le nombre des lamelles sur chaque arc varie de 55 à 135. On sait aussi que chaque *lamelle principale* présente des *replis secondaires* ou *lamelles secondaires* disposées perpendiculairement à sa surface. Le nombre de ces plis transversaux secondaires varie de 700 à 1500 pour chaque *lamelle principale*.

Il nous sera facile maintenant de passer des branchies des *Téléostéens* ordinaires à celles des *Lophobranches*; cette étude s'appliquera à tous les genres que nous avons étudiés, et où la disposition de l'appareil respiratoire est toujours la même.

Chaque demi-arc porte deux rangées de houppes, et chaque rangée contient six à dix houppes branchiales.

Étudions une de celles-ci plus en détail : elle se compose d'une *lamelle principale* dans l'axe de laquelle se trouve une tige cartilagineuse aplatie, hyaline. D'un côté de cette tige cartilagineuse se trouve une artère, et de l'autre une veine. La *lamelle principale* porte sur chacune de ses deux faces vingt à quarante plis transversaux perpendiculaires à sa surface et dont chacun a la forme d'un demi-cercle dont la base rectiligne est attachée sur la *lamelle principale* (fig. 2, Pl. XXIII).

Nous pouvons facilement prouver qu'une houpe de *Syn-*

gnathe correspond à une lamelle branchiale de *Téléostéen* ordinaire. Chez celui-ci, la *lamelle principale* est très allongée et les *lamelles secondaires* sont nombreuses et peu développées en surface. Chez les *Lophobranches*, la *lamelle principale* est courte et les plis transversaux secondaires ont une grande surface et deviennent alors très nettement visibles sur les deux faces de la lamelle (fig. 2, Pl. XXIII).

En d'autres termes, considérant que les *lamelles secondaires* ont dans les deux cas la forme d'un demi-cercle, nous pouvons dire que leur rayon est beaucoup plus grand dans un *Lophobranche* que dans les branchies des autres poissons : leur nombre est en outre moins grand dans le premier cas que dans le second, par suite de la plus petite surface de la *lamelle principale*. Il y a donc compensation et par suite la surface respiratoire peut être équivalente dans les deux cas considérés.

L'étude du développement montre qu'il y a identité entre les deux types d'appareils branchiaux ; chez un jeune *Syngnathe* la disposition des lamelles branchiales est à un moment donné la même que chez les *Téléostéens* considérés au même stade de développement.

Il résulte de ce que nous venons de dire que le terme de houppe doit être abandonné, car il ne répond pas à une disposition spéciale et différant profondément de la disposition habituelle.

Nous comprenons aussi très bien maintenant comment le nombre des lamelles branchiales ou houppes est moins considérable chez les *Lophobranches* que chez les autres poissons. En effet, par suite du grand développement des *lamelles secondaires*, chaque houppe a une forme cubique ; les *lamelles principales* se trouvent donc plus écartées les unes des autres et par suite seront en moins grand nombre (fig. 4, Pl. XXIII et fig. 2, Pl. XXV).

La veine et l'artère qui se trouvent de chaque côté de la tige cartilagineuse dans la *lamelle principale*, envoient une ramification dans chaque pli secondaire transversal. Sup-

posons une *lamelle secondaire* étalée sur un plan horizontal, et étudions-la au microscope après injection. Nous savons qu'elle a la forme d'un demi-cercle. Le bord libre peut être partagé en deux quarts de circonférence, l'un parcouru par une artériole et l'autre par une veine. Ces deux vaisseaux se réunissent bout à bout, et en outre sont reliés entre eux dans toute la surface de la *lamelle secondaire* par un réseau très serré de capillaires formant une vaste nappe sanguine.

Histologie des lamelles transversales. — Chaque *lamelle secondaire* peut être considérée comme composée d'une nappe sanguine comprise entre deux surfaces épithéliales qui la séparent du milieu ambiant. La nappe sanguine est formée de capillaires de très faible diamètre, ce diamètre étant en général équivalent à celui de un à trois globules rouges. Ces capillaires sont très rapprochés les uns des autres et sur des coupes perpendiculaires au plan des *lamelles secondaires*, on voit que chacun d'eux est séparé du voisin par une seule cellule. On ne trouve jamais sur ces coupes plusieurs capillaires superposés dans différents plans (fig. 3, Pl. XXV). Chaque capillaire a une paroi propre formée par une assise de cellules endothéliales très minces, à noyau très aplati. Cette paroi est très difficilement visible, et pour l'observer, il faut d'abord s'adresser aux ramifications un peu grosses qui partent des vaisseaux situés dans les lamelles branchiales primaires, au moment où elles pénètrent dans les lamelles transversales, et ont un diamètre assez grand.

Ou bien encore, comme chaque lamelle secondaire est épaissie sur tout son pourtour et présente en cette région un capillaire volumineux, on peut voir dans ce capillaire, assez facilement, la paroi propre endothéliale.

Il peut arriver que sur des animaux fixés tardivement après la mort, les deux surfaces épithéliales qui séparent la nappe sanguine de l'extérieur se détachent d'elle par une sorte de double clivage ; on voit alors sur des coupes cette nappe sanguine isolée et à une certaine distance des deux épithéliums ; elle se compose de capillaires restés

adhérents entre eux et séparés l'un de l'autre par des cellules qui se moulent sur eux dans leurs intervalles. Du côté des deux lames épithéliales externes disparues, la paroi des capillaires se trouve alors isolée et facilement observable.

Étudions maintenant les deux couches épithéliales externes. Chacune d'elles est formée d'une seule assise de cellules qui se moulent sur les capillaires sous-jacents. Ces cellules sont épaisses sur le bord de chaque lamelle secondaire, et au contraire, dans la partie centrale sont très minces. Sur des coupes perpendiculaires aux surfaces épithéliales, on voit les capillaires former une série de renflements en chapelet et se trouver séparés de l'extérieur par une assise de cellules peu épaisses, sauf à l'extrémité libre de la lamelle (fig. 2 et 3, Pl. XXV). L'osmose des gaz peut se faire très facilement entre le sang et le milieu extérieur.

REIN

Quand on ouvre un *Syngnathe aiguille* ou un *S. de Duméril* sur la ligne médiane ventrale, on peut facilement enlever le tube digestif, la vessie natatoire et les organes génitaux ; on met ainsi à découvert le fond de la cavité abdominale qui est recouverte à droite et à gauche de la colonne vertébrale par un tissu brunâtre. Ce tissu adhère aux parois de la cavité abdominale et se moule sur elles ; sur son bord externe, de chaque côté, il présente un contour lobé, sinueux, par suite d'une plus grande extension latérale vis-à-vis le milieu de chaque vertèbre. On le suit depuis le diaphragme en avant, jusqu'à l'anus en arrière. Il est parcouru à gauche dans toute son étendue par l'artère aorte qui suit la colonne vertébrale de ce côté, et à droite par la veine cardinale qui est unique, comme nous l'avons vu dans l'étude de l'appareil circulatoire. Cette veine est d'ailleurs moins visible que l'aorte, car elle se trouve enfoncée plus profondément dans le tissu qu'elle parcourt. Par conséquent, il serait naturel, au premier abord, et

d'après une simple dissection, de supposer que cette bande de tissu brunâtre que nous venons de décrire est constituée par le rein. C'est ce qu'ont pensé les divers auteurs qui ont étudié les *Lophobranches*.

Pour nous rendre compte exactement de la structure de cette région, nous avons fait des coupes sériées transversales dans la totalité du corps. Nous voyons alors l'aorte recouverte sur les côtés et dorsalement par un tissu lymphoïde sur lequel nous reviendrons plus loin, et qui ne contient aucun tube urinifère. Le rein n'est développé que du côté droit autour de la veine cardinale unique. Nous trouvons en effet sur des coupes transversales cette veine entourée par des tubes rénaux, surtout sur les côtés et sur la face dorsale. La paroi ventrale de la veine est aussi quelquefois recouverte par des tubes urinifères, mais le plus souvent, est simplement séparée de la cavité abdominale sous-jacente par le péritoine. Les deux tubes urinifères qui se trouvent situés le plus ventralement, l'un à droite, l'autre à gauche de la veine, sont d'un diamètre légèrement plus grand ; ce sont les deux uretères (fig. 5 et 10, Pl. XXII).

Sur des coupes sagittales pratiquées dans la région rénale, on peut se rendre compte que les tubes sécréteurs sont parallèles à la veine cardinale et présentent çà et là des ramifications peu nombreuses et restant parallèles entre elles. Ces ramifications se terminent finalement en cul-de-sac.

Les descriptions précédentes s'appliquent à la plus grande partie du rein, c'est-à-dire à toute la région abdominale excepté celle qui est voisine de l'anus. En arrivant vers la région anale, la veine cardinale qui va pénétrer dans la queue, tend à se placer ventralement par rapport à l'aorte. C'est cette situation qu'elle présentera dans la région caudale, et nous savons que la veine caudale, en passant dans l'abdomen, se continue à plein canal par la veine cardinale. Le rein qui entourait la veine cardinale dans l'abdomen continue à former une gaine autour d'elle,

et la suit dans son déplacement. Il tend donc à se placer sur la ligne médiane et redevient symétrique sur une faible étendue, c'est-à-dire sur un espace de 1 ou 2 centimètres, suivant les espèces.

Les deux uretères ont un diamètre à peine différent des autres tubes urinifères et sont très difficilement visibles par une dissection.

Ils aboutissent séparément dans la vessie urinaire qui est simple chez *Syngnathus* et double chez *Hippocampus*. Les figures 1 et 4 (Pl. XXII) montrent des coupes transversales faites dans la région intervertébrale et dans la région des étranglements vertébraux. La figure 4 (Pl. XXI) est faite dans le voisinage de l'anus et passe par les capsules surrénales. Elle montre le rein redevenant ventral et les deux uretères faisant saillie dans la cavité abdominale.

Étudions plus attentivement et à de plus forts grossissements la structure du rein et ses rapports avec les vaisseaux sanguins. La paroi de la veine cardinale est réduite à un simple endothélium plat très mince qui s'applique et se moule exactement sur les tubes urinifères voisins. J'appelle l'attention du lecteur sur cette faible épaisseur de la paroi de la veine cardinale, qui, à ce point de vue, peut être considéré comme un gros capillaire. Cette remarque aura son importance, quand nous essaierons de comprendre le mécanisme de la sécrétion urinaire (fig. 10, Pl. XXII).

Les capillaires veineux qui reviennent des différentes parties du corps, circulent entre les tubes rénaux, et finalement se jettent dans la veine cardinale. Leur paroi, très mince s'applique aussi très exactement sur celle des tubes excréteurs (fig. 5 et 10, Pl. XXII).

Du côté de la cavité abdominale, la paroi de la veine est recouverte par le péritoine, dans le cas où elle n'est pas masquée par des tubes excréteurs. Ceux-ci sont formés par une seule assise de cellules cubiques à noyau très visible. Leur structure est à peu près la même que celle présentée par la branche ascendante et large de l'anse de Heule chez

les mammifères. Cette observation aura encore son utilité plus loin.

Le rein de tous les *Lophobranches* que nous avons étudiés est constitué comme celui de *S. Dumerilii*, qui nous a servi de type. C'est en vain que nous avons cherché l'élément habituel et caractéristique du rein des vertébrés, c'est-à-dire le *corpuscule de Malpighi*. Toujours nous remarquons son absence. Jamais nous n'avons pu trouver dans le rein un seul *glomérule de Malpighi*. Le rein des *Lophobranches* est donc, en résumé, toujours formé simplement de tubes sécréteurs parallèles à la veine cardinale et appliqués intimement contre elle.

Une question se pose donc naturellement : quel est le mécanisme de la sécrétion urinaire? Rappelons d'abord qu'il est admis à peu près généralement que les glomérules de vertébrés supérieurs servent uniquement à la filtration de l'eau du sang, tandis que les tubes entourés de Ferrein et la branche large de l'anse de Heule ont une structure glandulaire et servent à la sécrétion et à l'élimination de l'urée et des autres sels constitutifs de l'urine. Ces différentes matières excrétées sont puisées dans les capillaires du système porte rénal. Le rein tout entier des *Lophobranches* doit donc être considéré comme correspondant aux parties glandulaires sécrétantes que nous venons de signaler chez les autres vertébrés. La sécrétion de l'urine s'explique alors facilement ; elle est extraite de la veine cardinale et des capillaires par les tubes glandulaires qui sont appliqués exactement contre ces vaisseaux. La sortie de l'eau se ferait alors directement par osmose, si toutefois la quantité d'eau rejetée par ce procédé n'est pas à peu près complètement négligeable.

Développement du rein. — Il est intéressant de rechercher quelle est l'origine du rein dissymétrique que nous venons d'étudier. L'étude du développement va nous renseigner. Chez des embryons à l'éclosion, nous trouvons sous la notocorde deux vaisseaux, l'aorte à gauche et la veine cardinale

unique à droite. De chaque côté de la veine se trouve un canal de Wolff (fig. 2, Pl. XXII et fig. 4, Pl. XXV). Je n'ai pu, à des stades plus jeunes, voir des traces du rein précurseur, et chez des embryons très peu développés, bien avant la sortie de la poche, j'ai toujours trouvé la disposition que j'ai signalée précédemment. Donc, dès le début, la dissymétrie existe et est produite vraisemblablement par l'absence d'une veine cardinale, absence que nous ne pouvons expliquer d'ailleurs, mais qui se rencontre chez d'autres poissons. Les deux canaux de Wolff deviendront plus tard les deux uretères de l'adulte ; ils se ramifient bientôt pour former des faisceaux de tubes sécréteurs parallèles à la veine cardinale.

Si un seul tube de Wolff avait existé chez l'embryon, nous aurions conclu à l'atrophie de l'autre, et par suite à l'atrophie du rein gauche ; comme les deux tubes de Wolff existent chez l'embryon, nous sommes obligés d'admettre que le rein est pair aussi bien chez le jeune que chez l'adulte ; mais les deux reins sont tous les deux développés du côté droit autour de la veine cardinale unique. En d'autres termes, le rein droit est à sa place normale, et le rein gauche qui aurait dû se former autour de la veine cardinale gauche disparue, n'a pas disparu lui-même et s'est développé de l'autre côté du corps.

La dissymétrie des veines cardinales et des reins chez les *Lophobranches* est donc établie de très bonne heure et n'est pas due à l'allongement du corps comme on serait tenté de le croire et comme cela se produit chez d'autres vertèbres à corps allongé et étroit. En effet, dans le genre *Hippocampe*, où on ne trouve pas l'étirement caractéristique du corps des *Syngnathiniens*, le rein est encore développé d'un seul côté et constitué exactement comme chez *S. Dumerilii*.

Ce que je viens de dire sur le développement du rein soulève naturellement une objection : on pourrait dire que les deux tubes rénaux observés chez l'embryon à l'éclosion, l'un à droite, l'autre à gauche de la veine cardinale, pro-

viennent d'un seul canal de Wolff qui se subdivise ensuite en deux autres canaux à une certaine époque, puis donne naissance, par d'autres ramifications, à tout le système rénal. Il n'y aurait alors qu'un seul rein chez l'adulte, le rein droit, l'autre ayant disparu dès le début ou même ne s'étant jamais développé. Or, quel que soit l'embryon observé même très jeune, j'ai trouvé deux canaux de Wolff également développés, très écartés l'un de l'autre et séparés par la veine cardinale. Jamais je n'ai pu constater un point de soudure entre les deux canaux, pouvant faire supposer que l'un d'eux a donné naissance à l'autre. Enfin le calibre de ces deux tubes est toujours de même diamètre chez le même embryon et dans toute l'étendue du corps, ce qui n'arriverait pas si l'un des canaux provenait d'un bourgeonnement de l'autre.

TISSU LYMPHOÏDE

Les dissections nous ont présenté dans la cavité abdominale, du côté gauche autour de l'aorte, un tissu qui a les mêmes apparences que le rein et peut être confondu avec lui au premier abord. Plusieurs observateurs s'y sont trompés. Les coupes sériées vont nous renseigner sur la nature de ce tissu chez *S. Dumerilii;* dans la région abdominale, la colonne vertébrale est recouverte sur sa face ventrale et sur les côtés par un tissu lymphoïde qui s'étend sur la face dorsale du rein à droite et sur la face dorsale de l'aorte à gauche; il se prolonge en outre latéralement sur la paroi dorsale de la cavité abdominale, en couche plus mince. Dans les espaces intervertébraux il est moins développé en épaisseur et s'étend sur les côtés; au contraire, dans les espaces correspondant à la partie médiane de chaque vertèbre, il est plus épais et s'étend plus loin sur les côtés de la cavité abdominale (fig. 1 et 4, Pl. XXII.)

En d'autres termes, on peut supposer que le rein droit et l'aorte se trouvent séparés du fond de la cavité abdominale

par une bande de tissu lymphoïde qui se moule sur la colonne vertébrale et les côtes et s'étend latéralement en diminuant peu à peu d'épaisseur.

Rien ne permet, au premier abord, de distinguer le tissu lymphoïde et le tissu rénal, qui ont à peu près la même coloration, le même aspect granuleux. Il est donc nécessaire de faire des coupes minces et pour avoir des rapports exacts, de faire ces coupes dans la totalité du corps de l'animal.

Nous avons vu quelle était la disposition du tissu lymphoïde dans la cavité abdominale; dans la région céphalique, il forme quelques îlots cellulaires entre la colonne vertébrale et le pharynx et se prolonge en avant jusqu'au point où la chorde dorsale se soude aux os du crâne. Enfin nous le trouverons fort développé dans la région caudale où je vais décrire sa structure.

Des dissections m'avaient fait croire tout d'abord que le rein se continuait à une certaine distance en arrière de l'anus, comme cela arrive chez certains poissons où la cavité abdominale se continue un peu en arrière de l'ouverture anale (*Sole*, par exemple). En effet, si on fend le corps de manière à mettre à nu l'artère et la veine caudales, on voit ces vaisseaux entourés d'un tissu granuleux qui semble être un prolongement du rein abdominal, la coloration et l'aspect général des deux sortes de tissus étant à peu près les mêmes. Sur des coupes transversales sériées, on voit que le rein ne se continue pas plus loin que l'anus, mais que le tissu lymphoïde abdominal se continue dans la région caudale. Ici l'artère et la veine sont l'une dorsale et l'autre ventrale, et le tissu lymphoïde forme des amas cellulaires volumineux autour de ces vaisseaux, comblant les espaces libres du canal hémal; on peut y distinguer cependant trois bandes longitudinales principales, une traînée impaire située ventralement et accolée à la veine caudale, et deux autres bandes dont l'une est à droite et l'autre à gauche de l'artère. On peut le suivre jusqu'à l'extrémité de la queue, jusqu'à la naissance de la nageoire cau-

dale ; dans la première moitié de la queue, c'est-à-dire dans la région occupée par la poche chez le mâle, il prend un développement considérable et équivalent à celui qu'il présente dans la cavité abdominale. On serait par suite tenté de croire qu'il est en relation avec le phénomène de la gestation chez le mâle. Or, des coupes faites dans le corps de différentes espèces à gestation abdominale ou caudale, chez des mâles et des femelles, nous montrent que les amas lymphoïdes prennent le même développement dans les différents cas.

Pour bien connaître la nature de ce tissu lymphoïde, il est commode de l'étudier dans la région caudale, car il n'est pas adossé au rein dans cette région et se trouve par conséquent isolé, sans connexion avec d'autres organes. Sur des coupes faites un centimètre en arrière de l'anus, nous voyons nettement deux amas dorsaux et un ventral par rapport à la veine caudale. Ce dernier reçoit les capillaires veineux qui reviennent des muscles ventraux et de la poche du mâle (fig. 6 ; Pl. XXI).

Les deux amas dorsaux sont parcourus par des capillaires veineux revenant des muscles dorsaux et latéraux du corps. Les capillaires qui arrivent dans le tissu lymphoïde s'y ramifient et en maints endroits se dilatent pour former des sinus qui ont parfois un diamètre égal à celui de l'aorte. Ils forment un réseau vasculaire très serré et pénètrent ensuite dans la veine caudale.

Il y a donc un système porte lymphoïde bien caractérisé.

Quand on fait l'injection de la veine caudale, on voit autour de celle-ci une gaine épaisse colorée par la masse à injection et remplissant tout le canal hémal. Cette masse colorée volumineuse n'est autre que la veine et tout le tissu lymphoïde caudal injecté et parcouru par un fin réseau de capillaires.

Nous connaissons à peu près la disposition du tissu lymphoïde dans la région caudale ; il nous sera facile maintenant de le décrire dans la région abdominale. On peut le

considérer comme formé par deux bandes de tissu, l'une à droite, l'autre à gauche de la colonne vertébrale, et réunies çà et là sur la ligne médiane, sur la face ventrale des vertébres. Il est plus développé dans les espaces correspondant à la partie médiane de chaque vertèbre ; cela se comprend facilement puisqu'il se moule sur le fond de la cavité abdominale et comble en quelque sorte tous les espaces libres. Les figures 1 et 4 (Pl. XXII) montrent la disposition du tissu lymphoïde dans les espaces intervertébraux et vertébraux. On voit qu'il est parcouru par les capillaires veineux qui reviennent des muscles latéraux et dorsaux et vont ensuite se jeter dans la veine cardinale. Le système porte lymphoïde existe donc dans toute l'étendue du corps; si on fait encore l'injection de la veine cardinale, on voit le tissu rénal et tout le tissu lymphoïde se remplir de la masse colorée. L'injection passe d'abord dans la veine cardinale et bientôt diffiue tout autour en formant une gaine épaisse, dans laquelle la veine est en quelque sorte noyée et n'apparaît plus distinctivement.

Histologie du tissu lymphoïde. — Les capillaires qui viennent ainsi aboutir à la veine cardinale ou à la veine caudale forment donc un réseau dans les mailles duquel sont des amas de cellules lymphoïdes que nous allons étudier maintenant à un plus fort grossissement, soit sur des coupes, soit sur des dissociations. Ces cellules sont à peu près sphériques, ont un diamètre de 4 μ environ et sont constituées par un noyau volumineux entouré d'une mince couche de protoplasma. Les plus volumineuses sont situées à la périphérie des amas lymphoïdes, appliquées immédiatement contre la paroi endothéliale des capillaires, et présentent une division active. On observe fréquemment des cellules contenant quatre noyaux, par suite d'une double bipartition. La destinée ultérieure de ces cellules est difficile à connaître. Elles augmentent peu à peu de volume et évoluent pour se transformer en globules rouges qui traversent facilement la paroi mince des capillaires. Mais en géné-

ral la transformation en globules sanguins ne se fait pas sur place. Presque toujours les cellules lymphoïdes traversent la paroi des capillaires sans avoir subi de modification sensible ; elles arrivent alors dans les veines cardinale ou caudale et on les observe fréquemment sur des coupes, au milieu des globules sanguins. Je n'ai pu voir quelle était leur destinée ultérieure. Le point essentiel est de savoir qu'elles pénètrent dans les vaisseaux et se mélangent intimement au sang. Il est vraisemblable alors qu'elles se transforment ensuite en globules sanguins.

CAPSULES SURRÉNALES.

Ces organes sont très mal connus chez les vertébrés inférieurs, en particulier chez les poissons. Leur faible volume ne permet pas de les mettre facilement en évidence par de simples dissections, dans le groupe des *Lophobranches*. Chez *S. Dumerilii*, les capsules surrénales sont situées à la face ventrale des reins, au point où ceux-ci viennent se placer sur la ligne médiane, et un peu en avant du point où les deux uretères s'ouvrent dans la vessie urinaire. Ce sont deux petites masses sphériques situées à la surface des reins et faisant légèrement saillie dans la cavité abdominale ; en général elles sont situées toutes les deux au même niveau et s'enfoncent peu dans le tissu rénal. Chacune d'elles est entourée par une capsule de tissu conjonctif fortement pigmenté (fig. 4, Pl. XXI).

Dans les différentes espèces des genres *Syngnathus*, *Entelurus*, *Nerophis*, la disposition est à peu près toujours la même. Une des capsules peut être un peu plus développée que l'autre ; les deux organes peuvent n'être pas exactement au même niveau, mais cependant une coupe transversale les remonte toujours tous les deux.

Dans le genre *Hippocampus*, les capsules surrénales se voient plus difficilement, car elles sont enfoncées dans le tissu rénal à une certaine profondeur, ne faisant nullement

saillie extérieurement, c'est-à-dire à la surface libre du rein.

Un *Syngnathe de Duméril* adulte, long de 10 centimètres environ et ayant un diamètre transversal maximum de 4 millimètres, nous a présenté des capsules surrénales de $0^{mm},2$. On comprend alors facilement que ces organes puissent passer inaperçus dans des dissections, et il faut absolument des coupes sériées pour les reconnaître.

Pour arriver à bien comprendre leur structure chez l'adulte, nous étudierons d'abord leur développement chez *S. Dumerilii*, et nous verrons ensuite comment elles se constituent en partant des stades embryonnaires. Les auteurs qui ont étudié l'origine des capsules surrénales les font dériver de l'épithélium du cœlome et des ganglions nerveux du système sympathique. Or, jamais je n'ai trouvé dans les corps surrénaux de ganglions nerveux, et les ramifications nerveuses elles-mêmes y sont très rares et très difficiles à découvrir. Ce n'est pas non plus l'épithélium du cœlome qui doit être considéré comme donnant naissance directement aux capsules surrénales.

Chez de très jeunes embryons pris dans la poche, nous trouvons dans la région anale, sur des coupes transversales et sous la notocorde l'aorte et la veine cardinale entourées de quelques cellules lymphoïdes, puis plus ventralement deux canaux de Wolff qui sont venus se placer sur la ligne médiane, un de chaque côté du plan de symétrie, tandis que dans la région abdominale antérieure ils sont situés tous les deux à droite, un de chaque côté de la veine cardinale. La figure 2 (Pl. XXII) montre la disposition que nous venons de décrire, dans la région abdominale, vers son milieu, et montre en outre l'ébauche des organes génitaux.

La figure 4 (Pl. XXV) est la reproduction d'une coupe faite au niveau de l'anus.

Les très jeunes embryons présentent deux canaux de Wolff débouchant dans la vessie urinaire, sans montrer de formations spéciales. A un stade un peu plus avancé, nous

voyons un bourgeonnement se produire sur chaque canal de Wolff un peu en avant du point où il débouche dans la vessie urinaire. Le bourgeon qui se forme ainsi est une simple évagination creuse et communiquant avec le canal de Wolff qui lui donne naissance. Il deviendra plus tard une capsule surrénale, comme nous le verrons, et, à ce moment, il a la structure d'une glande communiquant avec l'extérieur par l'intermédiaire du canal de Wolff. Cette origine assez inattendue nous éclaire sur la fonction primitive des capsules surrénales et bien que la communication avec l'extérieur ait disparu chez l'adulte, la fonction de sécrétion a persisté, mais les produits de sécrétion se déversent dans les vaisseaux sanguins comme nous le

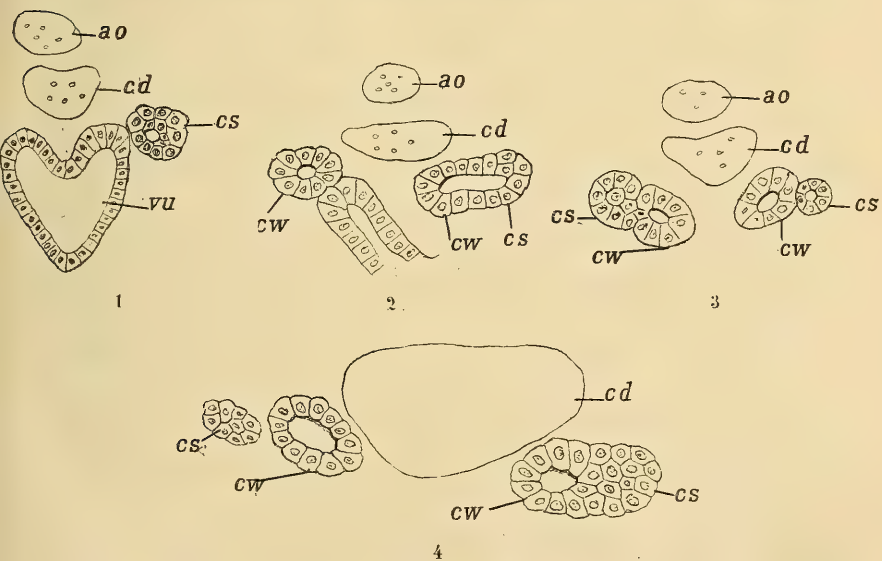


Fig. 7. — Embryon très jeune de *Syngnathus Dumerilii*. Coupes transversales faites un peu en avant de l'anus, et montrant l'origine des capsules surrénales. Les coupes 1, 2 et 3 se suivent d'arrière en avant sans interruption. La coupe 4 appartient à un autre embryon de *S. Dumerilii*. — *ao*, aorte; *cd*, veine cardinale postérieure; *vu*, vessie urinaire; *cw*, canal de Wolff; *cs*, bourgeon devenant une capsule surrénale. Coupes 1, 2 et 3, 520 *d*, coupe 4, 800 *d*.

verrons plus loin. Les trois coupes successives, 1, 2 et 3 (fig. 7) montrent comment prend naissance une capsule

surrénale. Dans la coupe n° 1, on voit en *CS*, le tube de Wolff qui présente du côté externe un épaississement correspondant au bourgeon surrénal que la coupe rencontre dans sa partie postérieure. La coupe qui suit immédiatement la précédente en avant, est représentée figure 7 en 1, et le bourgeon surrénal *CS* communique largement avec le canal de Wolff *CW* qui lui a donné naissance. Enfin la coupe 3 est la coupe suivante et montre le bourgeon surrénal accolé au tube de Wolff. La figure 7, en 4, représente une autre coupe provenant d'un autre embryon et montre encore nettement le bourgeon surrénal *CS* accolé au tube de Wolff *CW*.

Dans la figure 4 (Pl. XXV) le bourgeon surrénal est figuré en place sur une coupe transversale totale du corps de l'embryon.

Le bourgeon surrénal embryonnaire se pédiculise et se sépare bientôt du canal de Wolff, formant une vésicule unique et toujours close désormais. Cette vésicule primitive s'accroît et produit elle-même un deuxième bourgeon qui s'isole et on a alors chez des embryons plus âgés, deux vésicules nouvelles séparées l'une de l'autre par une fine membrane conjonctive. La figure 5 (Pl. XXIII) montre une coupe faite dans un embryon de *Syngnathus acus*, à l'éclosion, et, à côté d'un canal de Wolff, nous avons une vésicule qui s'étrangle pour en former deux autres. La figure 8 (Pl. XXI) montre une coupe dans un embryon de la même espèce, et un peu plus âgé. Nous voyons alors deux canaux de Wolff et à côté de chaque canal deux vésicules distinctes. La figure 4 (Pl. XXV) est une coupe totale et fait comprendre les rapports des corps surrénaux avec les canaux de Wolff, l'aorte et la veine cardinale.

Tandis que les embryons de *S. acus*, à l'éclosion, nous montrent quatre vésicules surrénales, deux de chaque côté, les embryons de *S. Dumerilii* n'ont qu'une vésicule de chaque côté au moment où ils sortent de la poche.

Le processus que nous venons de décrire continuant, on

a bientôt, par suite du bourgeonnement, un certain nombre de vésicules accolées, et c'est ainsi que se constituent les capsules surrénales de l'adulte. Mais chez l'adulte il est beaucoup plus difficile de reconnaître la structure des corps surrénaux, car les vésicules closes sont nombreuses, pressées les unes contre les autres, enchevêtrées et déformées. Leur cavité est très réduite, peu visible. Entre ces vésicules circulent de nombreux vaisseaux sanguins qui absorbent par osmose le produit de sécrétion (fig. 4, Pl. XXI).

Pour bien étudier le mécanisme de la sécrétion, il est nécessaire de s'adresser à des embryons à l'éclosion ou du moins à des stades suivant de très près la sortie de la poche, car chez l'adulte, cette étude est plus difficile.

Des embryons de *S. acus* nous montrent les uns une vésicule primitive qui a bourgeonné (fig. 5, Pl. XXIII), les autres deux vésicules accolées mais ne communiquant plus entre elles (fig. 8, Pl. XXI). Dans ces deux cas, nous observons nettement une cavité remplie d'un liquide clair ne se colorant pas par les réactifs habituels, tandis que les cellules constituant la paroi des glandes fixent énergiquement la plupart des colorants histologiques. Le produit de sécrétion provient certainement de la fonte des cellules épithéliales formant la paroi des vésicules. Cette paroi est constituée en général par une seule assise de cellules dont le contour est mal délimité, peu net du côté interne. Le noyau des cellules est en voie de division active, et on voit des noyaux émigrer en grand nombre vers l'intérieur, perdre leur contour net, et leur faculté de se colorer, puis subir une dégénérescence et une liquéfaction complète. Tel est le mécanisme de la sécrétion chez le jeune, et il est très facile de l'observer.

Chez l'adulte, la sécrétion se produit de la même manière, mais est beaucoup plus difficile à étudier. La cavité des vésicules est plus réduite; il est possible que la sécrétion soit moins rapide, l'activité des glandes ralenties, ou bien

les matières sécrétées sont emportées immédiatement après leur formation par l'appareil circulatoire (1).

CORPS THYROÏDE

Cet organe bien connu chez les mammifères l'est très mal chez les autres vertébrés et en particulier chez les poissons où, jusqu'à ces dernières années, il n'avait pas été décrit. On ne le connaît d'ailleurs que dans un petit nombre d'espèces.

Les jeunes mammifères ont un corps thyroïde très développé et qui disparaît de bonne heure. Les *Lophobranches* au contraire présentent un corps thyroïde qui nous montre un accroissement constant depuis le jeune jusqu'à l'adulte, et chez celui-ci, il reste pendant toute la vie en parfait fonctionnement et ne dégénère pas à un moment donné. La description que je vais en faire se rapporte à *Syngnathus acus* et *S. Dumerilii*. Dans ces deux espèces, le corps thyroïde forme une masse double, chaque moitié se trouvant développée autour d'une veine de Duvernoy. Pour le mettre en évidence, par une dissection, il faut ouvrir la région céphalique par la face ventrale, enlever le cœur et le péricarde ainsi que le bulbe et l'artère branchiale ascendante. Les deux veines de Duvernoy sont alors visibles; autour de chacune se trouve une gaine de tissu grisâtre, très épaisse dans la région postérieure et de plus en plus mince au fur et à mesure qu'on avance vers la région antérieure. Cette gaine constitue l'une des moitiés du corps thyroïde (fig. 1, Pl. XXIV). La portion postérieure épaisse du corps thyroïde se développe autour d'une veine de Duvernoy, au point où celle-ci se jette dans la veine jugulaire; puis il se continue, dans toute l'étendue de la région branchiale en avant en présentant un développement moindre.

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 21 juin 1897, 3 janvier 1898.

Cette étude faite au moyen de dissections serait très incomplète si elle n'était suivie d'observations sur des coupes sériées. Les coupes faites dans la région postérieure de la tête nous montrent les deux masses du corps thyroïde, l'une droite et l'autre gauche, situées entre le pharynx et le cœur, un peu en arrière de la dernière fente branchiale. Ces deux moitiés du corps thyroïde sont très distinctes et non fusionnées sur la ligne médiane. Chacune d'elles apparaît alors comme constituée par des vésicules closes entre lesquelles circulent les ramifications de la veine de Duvernoy. On ne trouve pas dans l'axe de chaque corps thyroïde une veine de Duvernoy nettement distincte, constituée par un vaisseau principal et quelques ramifications secondaires sur son parcours; cette veine est représentée en effet dans toute l'étendue d'un corps thyroïde par un réseau admirable très serré, formé par des vaisseaux de petit diamètre circulant autour des vésicules thyroïdiennes. Ces différents vaisseaux se réunissent en arrière, en sortant du corps thyroïde, pour former une seule veine qui se jette dans la veine jugulaire (fig. 1, Pl. XXIV). Chaque vésicule a une paroi constituée par une seule assise de cellules, et un contenu constitué par une substance colloïde. Les vaisseaux sanguins arrivent autour des vésicules et se moulent exactement sur leur paroi, quelquefois même les déforment en produisant un enfoncement, une dépression de l'extérieur vers l'intérieur, dans cette paroi (fig. 8, Pl. XXII). Outre les vaisseaux sanguins, de nombreux espaces lymphatiques apparaissent autour des vésicules du corps thyroïde.

En étudiant les coupes suivantes, nous nous rapprochons de la région antérieure de la tête et nous arrivons au niveau de la troisième fente branchiale. Nous voyons alors que les deux moitiés du corps thyroïde se rapprochent l'une de l'autre sur la ligne médiane, et semblent ne plus former qu'un organe impair situé entre la paroi ventrale du pharynx et l'artère branchiale ascendante. En réalité, il y a deux masses thyroïdiennes distinctes mais très rapprochées et

pour ainsi dire confondues sur la ligne médiane. On constate aussi que le diamètre des vésicules va peu à peu en diminuant, en allant d'arrière en avant.

La lecture des coupes nous conduit encore à un résultat important. Les vésicules thyroïdiennes sont pour la plupart situées autour des veines de Duvernoy et de leurs ramifications, et forment un ensemble assez aggloméré. Cependant certaines vésicules sont très éloignées de la masse principale; on en trouve par exemple quelques-unes immédiatement sous l'épithélium du pharynx et intimement accolées à cet épithélium; elles sont donc séparées de la masse thyroïdienne principale par du tissu conjonctif et toute la zone de fibres musculaires circulaires qui entoure le pharynx; d'autres sont appliquées contre la paroi des veines cardinales antérieures. Il y a donc une partie agglomérée du corps thyroïde qui est la plus volumineuse et une autre partie qui diffuse dans tous les tissus voisins. S'il en était ainsi chez tous les poissons, on ne pourrait pratiquer totalement l'ablation du corps thyroïde, pour en tirer des conclusions sur sa fonction, car, en extirpant la masse principale, il se pourrait toujours qu'il en restât des fractions assez importantes pour suppléer les parties enlevées.

Le nombre total des vésicules que l'on rencontre sur une coupe diminue en avançant vers la région antérieure; en avant de la première fente branchiale, on n'en aperçoit plus.

L'étude que nous venons de faire dans deux espèces du genre *Syngnathe* s'applique au genre *Hippocampe*; j'ai pu vérifier ces faits au moyen de coupes pratiquées dans des individus jeunes ayant environ 4 centimètres de long et appartenant à l'espèce *H. guttulatus*.

Dans les genres *Nerophis*, *Entelurus,* le nombre des vésicules closes est beaucoup plus réduit (fig. 2, Pl. XXI). L'étendue du corps thyroïde est la même; en arrière de la quatrième fente branchiale, on trouve un grand nombre de vésicules thyroïdiennes; en avant de cette fente, les coupes

ne présentent en général, au même niveau, qu'une seule paire de vésicules, intimement accolées sur la ligne médiane et situées entre l'artère branchiale ascendante et la tunique musculaire du pharynx (fig. 5, Pl. XXVI). Quelquefois, on trouve trois de ces vésicules, et dans tous les cas, il n'y a pas une disposition régulière dans les éléments constitutifs du corps thyroïde, et on ne trouve pas une série de paires successives de vésicules, comme on serait tenté de le désirer, pour ramener cet organe à un plan primitif simple.

Structure des vésicules et mécanisme de la sécrétion. — Le diamètre des vésicules thyroïdes est, en moyenne, de $0^{mm},1$; il peut atteindre, dans la région postérieure de l'organe, $0^{mm},7$; dans la région antérieure, il peut être beaucoup plus petit, puisque l'on observe des vésicules qui, sur des coupes faites suivant leur dimension maxima, ont une enveloppe constituée par cinq ou six cellules.

La paroi des vésicules a une épaisseur qui est la même, quel que soit leur diamètre, mais qui varie légèrement dans une même vésicule. Leur forme est à peu près régulièrement sphérique ou légèrement ovoïde dans la plupart des espèces. Leur contenu est une substance colloïde qui apparaît sur des coupes comme un coagulum anhyste, ressemblant à celui que l'on rencontre dans les vaisseaux sanguins, et qui est produit par l'albumine coagulée. Dans la matière colloïde, on trouve de temps en temps quelques rares noyaux. Si le réactif fixateur est de l'alcool fort contenant du sublimé ou de la liqueur de Flemming, il y a diminution de volume et rétraction du produit de sécrétion du corps thyroïde, et on trouve alors, à l'intérieur de chaque vésicule, un coagulum détaché de la paroi et formant une petite masse centrale isolée de l'épithélium.

Ou bien la substance colloïde est moins rétractée et adhère encore à la paroi par des brides rayonnantes en plus ou moins grand nombre (fig. 8, Pl. XXII, et fig. 2, Pl. XXI).

Si le réactif fixateur est de l'alcool faible, la contraction

de la substance colloïde est moins grande, et celle-ci remplit complètement la cavité des vésicules.

Dans le genre *Entelurus*, nous trouvons une conformation des vésicules assez différente de celle qui est commune aux autres genres, et qui nous renseignera d'une façon précise sur leur fonction. En effet, ici les vésicules ne sont pas parfaitement sphériques, comme chez *Syngnathus*, *Hippocampus*. Sur des coupes, leur paroi apparaît plissée ; on distingue, en effet, dans l'épithélium, des portions saillantes vers l'intérieur et ressemblant à des villosités intestinales ; dans les intervalles compris entre ces villosités se voient des invaginations produites de l'intérieur vers l'extérieur, et dont chacune a la forme d'une glande en tube, de sorte que, pour l'œil le moins exercé, les vésicules thyroïdiennes apparaissent aussitôt et nettement, comme ayant la structure de glandes acineuses sans canal excréteur (fig. 2, Pl. XXIV). Un grand nombre d'hypothèses ont été émises pour expliquer le mécanisme de la sécrétion. Pour certains auteurs, les vésicules ne seraient pas des glandes, mais en quelque sorte des reins d'accumulation, et le sang déverserait dans la cavité de chacune d'entre elles des produits d'excrétion. Pour d'autres auteurs, il y aurait sécrétion holocrine, et les cellules de la paroi tomberaient à l'intérieur de la vésicule pour se transformer en substance colloïde (1).

Si nous étudions les vésicules thyroïdiennes dans *Entelurus*, nous voyons que la paroi est constituée par un épithélium formé par des cellules aplaties latéralement et serrées les unes contre les autres. Très rarement, leurs noyaux se divisent pour donner naissance à des noyaux secondaires qui émigrent vers l'intérieur. C'est un fait exceptionnel, mais qui, se produisant quelquefois, explique la présence des noyaux inclus parfois dans la matière colloïde.

La sécrétion de la substance thyroïdienne se fait par exsudation à la surface interne de la paroi des vésicules. Si, en

(1) Jules Guiart, *Étude sur la glande thyroïde* (Thèse méd., Paris, 1896. Steinheil).

effet, nous observons la figure 7 (Pl. XXI) nous voyons l'épithélium recouvert du côté interne par une zone de substance peu colorable par les réactifs ordinaires et présentant un aspect moins granuleux que le protoplasma sous-jacent et entourant immédiatement le noyau. C'est de la substance colloïde sécrétée par l'épithélium par simple exosmose; en certains points, sur les coupes, nous voyons qu'il s'est déjà produit, dans cette substance colloïde qui vient à peine de se former, une contraction produite par les réactifs; cette contraction a fait apparaître des parties plus claires, des sortes de vacuoles qui permettent de distinguer la partie sécrétée de la substance protoplasmique sous-jacente (fig. 7, Pl. XXI).

La sécrétion se fait donc dans le corps thyroïde des *Lophobranches*, suivant un mode nettement mérocrine.

Je n'ai jamais observé de cellules épithéliales thyroïdiennes complètement transformées en substance colloïde, ou se détachant de la paroi pour pénétrer à l'intérieur de la vésicule et tomber ensuite en deliquium.

Que devient ensuite la matière sécrétée à l'intérieur des glandes closes? Il est vraisemblable, sans que je puisse apporter de preuves décisives, que les vaisseaux sanguins ou lymphatiques, qui abondent autour de la vésicule thyroïdienne et sont en contact intime avec elles, absorbent la matière secrétée et l'entraînent dans le courant circulatoire.

Développement du corps thyroïde. — Avant de procéder à l'étude du corps thyroïde chez les embryons de *Lophobranches*, j'ai fait des coupes dans des embryons de *Requin*, à différents âges, et notamment au stade où l'animal jeune possède ses branchies externes bien développées. J'ai pu ainsi suivre les travaux de Balfour et voir que, chez les *Elasmobranches*, le corps thyroïde prend naissance par des évaginations de l'épithélium ventral du pharynx; à un moment donné, il est donc représenté par de véritables glandes avec canal excréteur aboutissant dans le pharynx.

J'ai cherché naturellement à vérifier le même fait dans les

Lophobranches, et bien que mes observations aient été longues, patientes, je n'ai jamais rien observé de semblable à ce que j'avais vu chez les *Requins*. Le corps thyroïde apparaît de très bonne heure, et les embryons ne m'ont jamais

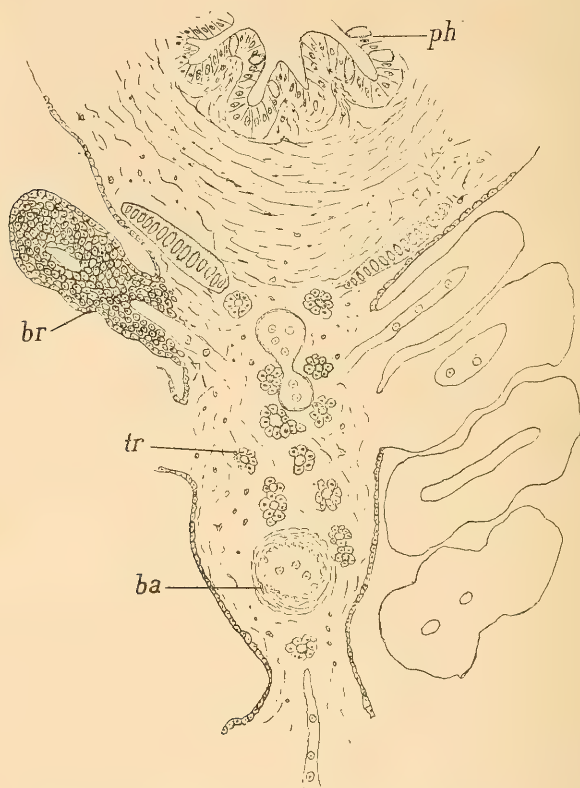


Fig. 8. — Coupe frontale oblique dans la région céphalique d'un embryon de *S. Dumerilii*. Cette coupe est faite suivant un plan incliné d'arrière en avant et de haut en bas. Elle rencontre à peu près toutes les vésicules thyroïdiennes. — *ph*, pharynx; *br*, branchie; *tr*, vésicule thyroïdienne; *ba*, bulbe artériel. 520 *d*.

présenté d'évagination thyroïdienne du pharynx; les premières vésicules thyroïdiennes apparues sont même très éloignées de l'épithélium du pharynx et sont toujours accolées intimement aux parois du bulbe et de l'artère branchiale ascendante. Elles sont alors de faibles dimensions et présentent néanmoins, dès le début, un contenu colloïde très

visible. Elles ne semblent pas non plus dériver les unes des autres par division ou bourgeonnement, car dans des stades très jeunes, on en compte un certain nombre déjà très éloignées les unes des autres. Je n'ai pas non plus observé, dans le mode d'apparition, de disposition symétrique, métamérique, par exemple, mais un certain nombre de vésicules disposées sans ordre apparent autour du bulbe et de l'artère branchiale ascendante. Sur des coupes frontales, j'ai pu, dans certains cas, avoir sur une seule section toutes les vésicules thyroïdiennes contenues dans un même plan, et j'aurais dû alors pouvoir observer un groupement régulier en rapport avec les différentes fentes branchiales. La figure 8 représente une coupe frontale oblique intéressant tout le corps thyroïde d'un embryon, sauf deux ou trois vésicules qui se trouveraient dans les coupes précédente et suivante. La figure 3 (Pl. XXII) représente une coupe frontale d'un embryon de *S. Dumerilii*, avec deux vésicules thyroïdiennes voisines de l'artère branchiale ascendante.

J'attire l'attention sur la figure 8, où on peut voir certaines vésicules dont la paroi n'est pas complète et semble ouverte en un point de sa surface. Il semble alors naturel de penser que ce vide se comblera par division des cellules voisines et que ce processus permettrait à une vésicule thyroïdienne de se former par la division d'une cellule primitive unique.

THYMUS

Nous étudierons d'abord le thymus chez *Nerophis lumbricoïde*, où il est très développé, et nous étendrons ensuite notre étude aux autres genres. C'est un organe pair, et chacune de ses moitiés est située dans une chambre branchiale. Ouvrons, en effet, un *Nerophis lumbricoïde* par la face ventrale, dans la région céphalique ; enlevons toutes les houppes branchiales et étudions une chambre branchiale. Cette chambre est limitée du côté interne par le pharynx, qui est percé de cinq fentes branchiales, et du côté externe par la

paroi du corps remplaçant l'opercule des autres poissons. Elle se prolonge en arrière par un cul-de-sac étroit qui, du côté interne, est limité par la portion postérieure du pharynx, non perforé de fentes branchiales. C'est dans cette région pharyngienne postérieure que nous observons un thymus. En effet, nous voyons le pharynx tapissé, dans cette partie postérieure et en cul-de-sac de la chambre branchiale, par un tissu grisâtre qui se dissocie facilement sous les aiguilles et adhère faiblement aux tissus sous-jacents. Il est très facile de l'enlever sans remarquer d'épanchement de sang, sous forme de lambeaux irréguliers et d'aspect finement granuleux.

Pour mieux nous rendre compte de la disposition de chaque thymus, nous avons fait des coupes dans la totalité de la tête, afin de mieux conserver les rapports des différents organes entre eux. Sur une coupe transversale (fig. 9, Pl. XXII), nous voyons de chaque côté une chambre branchiale ayant la forme d'une fente verticale assez étroite et communiquant avec l'extérieur par l'orifice expirateur, situé dorsalement. C'est à ce niveau que le thymus présente son développement maximum. Entre la chambre branchiale et le pharynx, nous apercevons une masse de tissu finement granuleux, épaisse dans sa partie médiane et plus mince du côté dorsal et du côté ventral. Cette masse de tissu thymique est séparée du pharynx par une certaine épaisseur de tissu vacuolaire sur lequel nous reviendrons plus loin. Les quelques coupes situées plus en arrière montrent que la cavité branchiale disparaît rapidement, et sa partie tout à fait postérieure est encore tapissée par le thymus. Les coupes transversales qui sont faites en avant de celle que nous avons étudiée tout d'abord, et qui correspond au développement maximum du thymus, rencontrent bientôt la cinquième fente branchiale.

Le thymus ne peut plus se trouver développé au même niveau sur les côtés du pharynx ; il se trouve reporté dorsalement et appliqué sur la paroi interne de la chambre

branchiale, au niveau de la veine cardinale antérieure (fig. 9). Nous remarquons en outre que l'épaisseur du tissu a diminué. Les coupes plus antérieures nous permettent de suivre le thymus à peu près jusqu'au niveau de la deuxième fente branchiale, où il se termine et n'est plus représenté que par une seule assise de cellules.

Nous constatons en outre sur des coupes transversales que l'épaisseur maxima du thymus est à peu près égale au tiers du diamètre du pharynx.

Il nous sera facile maintenant d'indiquer d'une façon générale la disposition du thymus dans les genres *Syngnathus* et *Hippocampus*.

Dans *Syngnathus Dumerilii* et *acus*, le thymus est moins développé. On peut supposer que toute la portion posté-

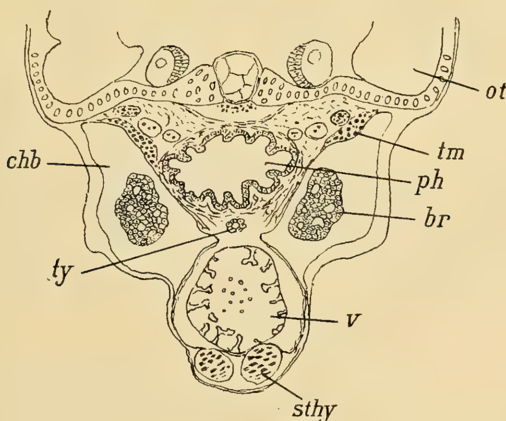


Fig. 9. — Embryon de *Syngnathus Dumerilii*. Coupe transversale entre la cinquième et la quatrième fente branchiale, pour montrer le thymus qui se trouve en haut et en dedans de la chambre branchiale. — *ot*, oreille ; *tm*, thymus ; *ph*, pharynx ; *br*, branchie ; *v*, ventricule ; *sthy*, muscles sterno-hyoïdiens ; *ty*, une vésicule thyroïdienne ; *chb*, chambre branchiale. 190 *d*.

rieure décrite chez *N. lumbricoïde* manque ici ; le thymus est surtout visible sur des coupes transversales entre la cinquième et la troisième fente branchiale, et il est toujours situé dorsalement par rapport au pharynx, sur la paroi interne de la chambre branchiale, adjacente à la veine jugu-

laire. En résumé, c'est la partie antérieure seule du thymus de *N. lumbricoïde* qui se trouve développée chez *Syngnathus* (fig. 9).

Le genre *Hippocampus* est intermédiaire à ce point de vue entre les deux genres précédents.

En effet le thymus occupe la même situation que chez *Syngnathus*, mais est beaucoup plus épais et s'étend assez loin en arrière de la cinquième fente branchiale, sans toutefois arriver à recouvrir l'extrémité postérieure aveugle de la chambre branchiale.

Structure histologique du thymus. — On est frappé de suite, en étudiant des coupes minces, par la structure homogène du thymus. Il se compose en effet de cellules à peu près sphériques, à gros noyau. Le diamètre des cellules est de 2 à 4 μ. Une fine trame conjonctive formée de fibrilles très délicates divise l'organe en îlots cellulaires. Une très mince membrane conjonctive le sépare de la cavité de la chambre branchiale.

Il m'a toujours été impossible de découvrir un vaisseau sanguin pénétrant dans l'intérieur du thymus, soit en faisant des injections ou en observant des coupes. La respiration du tissu du thymus, peut se faire directement, il est vrai, puisque l'organe se trouve sur le passage du courant d'eau respiratoire.

Le thymus est séparé de la région pharyngienne par un tissu lacuneux dans lequel se trouvent de nombreux vaisseaux lymphatiques. Immédiatement au-dessous du thymus se trouve une lacune lymphatique dans laquelle on observe fréquemment des cellules détachées de la masse principale et qui semblent émigrer dans la lymphe.

La figure 9 (pl. II) montre ces différents faits. On remarque aussi sur les coupes, que le thymus s'est fréquemment détaché des tissus sous-jacents, par suite du peu d'adhérence, et par suite aussi de la présence de ce sinus lymphatique situé immédiatement au-dessous de l'organe.

Je ne saurais dire exactement néanmoins quel est le rôle

du thymus et quelle est l'évolution de ses cellules. Mes observations quoique prolongées, ne m'ont pas permis de résoudre ce problème.

Développement. — La plupart des auteurs qui ont étudié le thymus le font dériver d'une ou de plusieurs invaginations de l'épithélium de la chambre branchiale. Mes recherches ont été faites sur des embryons de *S. Dumerilii* et *S. acus*. Elles me prouvent que le thymus provient d'une prolifération de l'épithélium qui tapisse la chambre branchiale du côté interne, dorsalement par rapport au pharynx et immédiatement en arrière de la cinquième fente branchiale. On voit d'abord chez de jeunes embryons, et sur une faible surface l'épithélium donner naissance par division à quelques cellules peu nombreuses situées au-dessous de lui, ou en d'autres termes, un bourgeon plein dériver de l'épithélium par prolifération vers l'intérieur. Dans des embryons un peu plus âgés, on trouve dans la même région un épithélium superficiel mince et formé de cellules aplaties; au-dessous de lui est une petite masse de cellules sphériques, peu rapprochées les unes des autres, et continuant à se diviser pour former l'organe entier de l'adulte. Le thymus dérive donc d'une seule ébauche de chaque côté (fig. 10 et fig. 9). Il s'étendra plus ou moins en avant et en arrière suivant les genres considérés. Mais jamais je n'ai observé plusieurs ébauches dorsales successives provenant de l'épithélium de différentes fentes branchiales, comme cela arrive chez d'autres vertébrés.

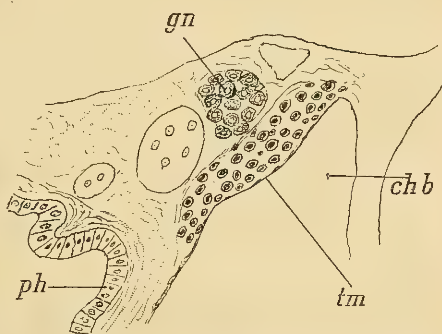


Fig. 10. — Coupe transversale d'un très jeune embryon de *Syngnathus Dumerilii* un peu en arrière de la cinquième fente branchiale. — *gn*, ganglion nerveux; *chb*, chambre branchiale; *tm*, ébauche du thymus; *ph*, épithélium du pharynx. 520 *d*.

SQUELETTE

J'étudierai d'abord la colonne vertébrale qui présente une disposition primitive intéressante ; je passerai rapidement sur les autres parties du squelette qui ont un moindre intérêt. J'ai étudié précédemment le squelette de la face et de l'appareil hyoïdien.

Chez l'embryon, la chorde dorsale présente les caractères habituels; elle est constituée par un cordon cellulaire autour duquel est un étui formant la gaine anhyste de la chorde. Les cellules centrales du cordon prennent bientôt l'aspect de cellules végétales, tandis que les cellules superficielles en rapport immédiat avec la gaine anhyste sont petites et forment une assise qui est l'épithélium de la chorde. Je n'insiste pas davantage sur la description de la notochorde de l'embryon, car la disposition est la même que chez tous les embryons de vertébrés.

Autour de la gaine anhyste, le tissu conjonctif s'organise pour former une seconde enveloppe qui sera la couche squelettogène chez l'adulte, cette couche est formée de fibres conjonctives très fines, très serrées, et disposées en couches concentriques. Ces fibres conjonctives sont très visibles chez l'embryon et le sont très difficilement plus tard ; elles forment un tissu très dense qui, au premier abord, semble homogène.

La couche squelettogène est segmentée, formant une série de vertèbres en sablier, et les vertèbres sont réunies entre elles par un ligament externe. Sous la couche squelettogène se trouve la gaine anhyste qui persiste toujours avec ses caractères embryonnaires, sans segmentation; elle présente simplement un épaississement plus grand dans les espaces intervertébraux que dans la région correspondant au centre de chaque vertèbre. Sous la gaine anhyste est l'épithélium de la chorde, bien visible surtout dans les espaces intervertébraux; enfin plus en dedans se trouve le

réseau spongieux habituel sans noyaux visibles. Les cellules de la chorde qui forment ce réseau spongieux sont grandes, à paroi très mince dans les espaces intervertébraux ; au contraire, dans le centre de chaque vertèbre, les cellules de la chorde forment un tissu plus serré ; elles sont petites, à paroi plus épaisse que précédemment, mais cependant toujours bien distinctes.

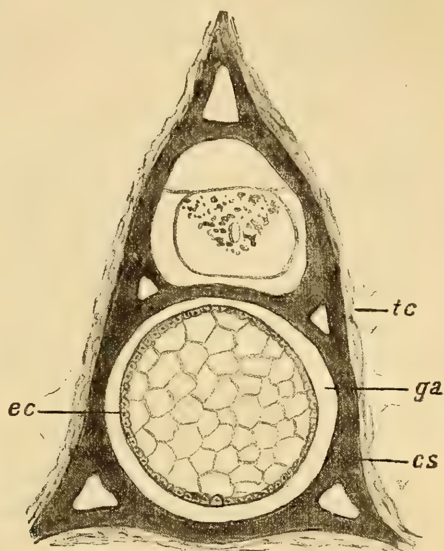


Fig. 11. — Coupe transversale de la colonne vertébrale de *S. Dumerilii*. — *tc*, tissu conjonctif ; *ga*, gaine anhyste de la corde ; *cs*, couche squelettogène ; *ec*, épithélium de la corde.

Le fait le plus intéressant, sur lequel je tiens à insister est donc la persistance de la chorde dorsale pendant toute la vie, dans les genres que j'ai étudiés.

De la couche squelettogène partent les arcs hémaux et neuraux, et les apophyses transverses. L'arc neural se prolonge par une apophyse épineuse. Mais ces diverses formations ne sont pas articulées avec les centres des vertèbres ; elles ne sont que des prolongements de la couche squellettogène et forment corps avec elle.

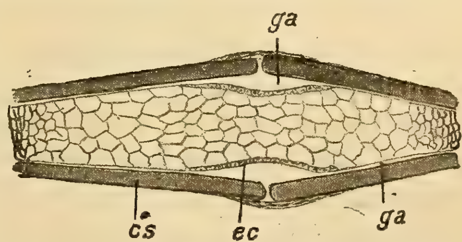


Fig. 12. — Coupe sagittale de la colonne vertébrale de *S. Dumerilii*. — *cs*, couche squelettogène ; *ga*, gaine anhyste de la corde ; *tc*, tissu conjonctif ; *ec*, épithélium de la corde.

Les figures 11 et 12 représentent une coupe transversale et une coupe sagittale de *S. Dumerilii* adulte et font mieux comprendre la description précédente.

Dans la région du corps où se trouve la nageoire dorsale, les apophyses épineuses se prolongent par des cartilages interépineux qui, eux-mêmes, se prolongent par les rayons cartilagineux des nageoires. De même, nous trouvons des rayons cartilagineux dans la nageoire caudale et dans les nageoires pectorales, quand elles existent.

La terminaison de la colonne vertébrale, dans la région postérieure du corps, est la même dans les différents genres. Quand la nageoire caudale est absente comme dans les genres *Hippocampus et Nerophis*, la colonne vertébrale se termine par une extrémité obtuse et forme une pointe mousse comme le corps lui-même. Quand la nageoire caudale est présente (*Syngnathus*), la dernière vertèbre se termine comme précédemment, mais est prolongée par deux lames cartilagineuses situées dans le plan médian de symétrie, l'une dorsalement, et l'autre ventralement. Sur ces deux pièces s'attachent les différents rayons cartilagineux de la nageoire.

Le squelette céphalique est en partie membraneux, en partie cartilagineux. Il a été étudié par divers auteurs, et je n'ai pas repris son étude (1).

SYSTÈME NERVEUX

Chez tous les *Lophobranches*, le système nerveux est construit sur le même type. Nous le décrirons rapidement, car il diffère peu de celui des autres *Téléostéens*.

Encéphale. — Les lobes olfactifs sont de dimension moyenne et sessiles, attachés par une large base sur les hémisphères cérébraux.

Les hémisphères cérébraux sont très distincts l'un de l'autre, séparés par un sillon médian. Sur des coupes, on constate que le pallium est très mince, simplement épithélial, et les ganglions basilaires très volumineux, de sorte que

(1) J. Playfair, M. Murrich, *Osteology of Syngnathus Peckianus* (Quarterly Journal of Microscopical Science, n° XCII).

la cavité des ventricules cérébraux est très réduite.

Les lobes optiques sont beaucoup plus volumineux que les hémisphères et, à leur point de jonction en avant avec les hémisphères cérébraux, forment une sorte de quadrilatère où l'on aperçoit l'épiphyse. Cet organe apparaît comme formé par un renflement sphérique que l'on voit seul en observant l'encéphale par la face dorsale, et qui est rattaché au cerveau intermédiaire par un court tube épiphysaire.

Le renflement distal est appliqué contre la paroi du crâne ; si on l'étudie chez l'embryon au moyen de coupes, on voit qu'il est constitué par une fine enveloppe conjonctive, et au-dessous par une assise de cellules limitant une cavité étroite remplie par un liquide clair. Il n'y a pas trace de pigment autour de la glande pinéale, même chez de très jeunes embryons.

Chez l'adulte, le renflement épiphysaire a à peu près la même structure ; sa paroi est formée par deux ou trois assises de cellules irrégulièrement disposées ; sa cavité remplie d'un liquide clair provenant de la désagrégation des cellules, est très petite, et n'est pas limitée par une assise épithéliale nette. Cette cavité ne se prolonge pas vers la masse du cerveau intermédiaire, car le pédoncule épiphysaire est plein. En avant de l'épiphyse, se trouve un prolongement du pallium en forme de doigt de gant, que l'on trouve d'ailleurs chez les autres *Téléostéens*.

En arrière des lobes optiques vient le cervelet qui a la forme d'une bandelette aplatie à contour postérieur circulaire. Il présente en arrière un léger sillon médian, et recouvre peu le plancher du quatrième ventricule.

Sur la voûte du quatrième ventricule, on observe à l'œil nu et en examinant l'encéphale par la face dorsale, un petit renflement sphérique ressemblant, à s'y méprendre, à l'épiphyse. Étudions cet organe d'abord chez l'embryon ; on peut l'observer facilement par transparence sur des embryons vivants, ou sur des embryons éclaircis au baume et vus de profil (fig. 1, Pl. XXV).

Sur des coupes faites dans ces mêmes embryons, on constate que le toit du quatrième ventricule est formé par un épithélium mince et par la pie-mère.

La pie-mère forme alors une invagination en forme de cul-de-sac sphérique dans laquelle circulent des capillaires qui constituent eux aussi un peloton vasculaire tout à fait sphérique.

Chez l'adulte, l'invagination que nous venons de décrire garde à peu près la même forme ; cependant les parois se plissent légèrement. Ce que nous venons de dire suffit pour prouver que ce renflement n'est autre que le plexus choroïdien du quatrième ventricule, ayant une conformation très spéciale.

Examinons maintenant l'encéphale par la face inférieure. Nous voyons d'abord les hémisphères cérébraux masqués en partie par un volumineux chiasma des nerfs optiques. En arrière de ce chiasma est la glande pituitaire volumineuse ; sur des coupes elle apparaît comme formée par une masse de cellules disposées sans ordre, et semblant cependant former des plis irréguliers. Il semble qu'il y ait ainsi formation de plusieurs cavités secondaires avec liquide cavitaire dans chacune d'elles. Le pédoncule de l'hypophyse n'existe pour ainsi dire pas, et cet organe est appliqué exactement sur l'encéphale.

En arrière du corps pituitaire viennent les lobes inférieurs masquant en partie les lobes optiques qui débordent tout autour. Les lobes inférieurs sont contigus sur la ligne médiane, mais non soudés, et séparés par un sillon profond. En arrière d'eux se trouve le sac vasculaire qui, sur un encéphale frais apparaît comme une masse sphérique colorée en rose vif ; sur des coupes, il présente une cavité très compliquée, et une paroi très plissée. Chaque pli peut être considéré comme une invagination de la paroi, de l'extérieur vers l'intérieur, et dans chaque sillon ainsi formé par une invagination pénètrent des capillaires abondamment ramifiés. Le réseau vasculaire est par con-

séquent en dehors de l'organe et lui donne sa coloration rosée.

NERFS RACHIDIENS ET SYSTÈME SYMPATHIQUE

J'étudierai en même temps les nerfs rachidiens et le système nerveux du grand sympathique. Les nerfs rachidiens prennent naissance dans la moelle épinière par deux racines situées dans le même plan transversal. Les racines postérieures donnent naissance aux ganglions rachidiens ; il est facile de le constater d'une façon certaine en étudiant des embryons ; et cependant l'observation de l'adulte pourrait faire croire que ces ganglions sont situés sur les racines antérieures. En effet, sur certaines coupes on constate que les racines antérieures traversent complètement dans toute leur étendue les ganglions rachidiens. La figure 1 (Pl. XXII) montre une racine antérieure qui, à première vue semble former le ganglion rachidien correspondant ; les fibres nerveuses traversent la masse ganglionnaire dont les cellules sont en réalité en rapport direct avec les fibres des racines postérieures.

Il est par conséquent probable qu'il y a entre-croisement et mélange des fibres sensitives et motrices dans le ganglion rachidien lui-même. Quoi qu'il en soit, on remarque à la sortie du ganglion différentes branches nerveuses, dont une plus développée se dirige vers les muscles latéraux du tronc, perpendiculairement au plan médian de symétrie. C'est cette branche nerveuse qui donne naissance au système grand sympathique. Considérons la région abdominale ; de chaque nerf rachidien part une ramification qui aboutit à un ganglion ; le ganglion droit est plongé dans le tissu lymphoïde, à la face dorsale du rein et par conséquent à la face dorsale de la veine cardinale droite. Le ganglion gauche est situé dorsalement et un peu en dedans par rapport à l'aorte. Les deux ganglions que nous venons de décrire forment une paire de ganglions sympathiques (fig. 1, Pl. XXII).

Les différents ganglions d'un même côté sont réunis ensemble par un cordon longitudinal. Les cordons ganglionnaires ainsi constitués sont en communication, au niveau de chaque paire de ganglions, par des fibres commissurales transversales très peu nombreuses.

Dans la région caudale l'origine du sympathique est la même, mais les deux ganglions d'une même paire sont rapprochés sur la ligne médiane et situés entre la veine caudale et l'artère caudale, appliqués très exactement contre la paroi dorsale de la veine caudale (fig. 6, Pl. XXI).

Un fait frappe immédiatement quand on étudie les systèmes nerveux rachidien et sympathique sur des coupes transversales. Il n'est pas rare de trouver sur une même coupe à la fois les deux ganglions rachidiens et les deux ganglions sympathiques. Le système du grand sympathique est nettement formé d'un certain nombre de paires de ganglions disposés métamériquement. Il y a toujours une paire de ganglions sympathiques par anneau du corps du poisson, et cette paire est située à peu près dans le même plan que les ganglions rachidiens. Cette disposition primitive méritait d'être signalée.

SENS DE LA VUE

Nous avons vu, en décrivant l'extérieur du corps que les yeux des *Lophobranches* sont très mobiles, contrairement à ce qui se passe en général chez les autres poissons.

Le cristallin est sphérique, volumineux ; on n'observe pas le ligament falciforme ni la *campanula Halleri*, caractéristiques de l'œil de la plupart des poissons. La choroïde forme un iris très nettement indiqué, et dans cet iris on remarque la présence de muscles ciliaires et de réseaux capillaires qui permettent l'accommodation. Cet œil présente donc un notable perfectionnement et se rapproche de celui des vertébrés supérieurs. La conjonctive et la cornée sont minces et sans paupières. La sclérotique présente dans son épaisseur des

pièces cartilagineuses de soutien. La choroïde très noire ne présente pas de subdivision en tapis et membrane argentine. La rétine est très épaisse, formée de plusieurs couches et se terminant du côté de la choroïde par une couche de cônes très serrés les uns contre les autres.

SENS DE L'OUÏE, DU GOUT ET DU TOUCHER

L'organe de l'ouïe présente une conformation générale rappelant celle des autres poissons et sans modifications essentielles.

Les sens du toucher et du goût ne paraissent pas avoir d'organes spéciaux. Sur le museau allongé en tube, on trouve jusqu'à l'extrémité des corpuscules sensitifs ayant la même structure que les fossettes de la ligne latérale. Ils serviraient peut-être, en raison de leur situation, à procurer aux *Lophobranches* des sensations de tact ou des sensations gustatives.

ODORAT

En avant de chaque œil se trouve une fossette olfactive légèrement saillante à la surface des téguments et qui présente la même structure dans tout le groupe des *Lophobranches*. Chaque fossette communique avec l'extérieur au moyen de deux tubes distincts, l'un antérieur, l'autre postérieur. Le courant d'eau qui circule dans la fossette est mis en mouvement par des cellules ciliées qui tapissent ces deux tubes. La fossette olfactive est tapissée par un épithélium sensoriel. Le nerf olfactif envoie des ramifications dans cet épithélium, qui se compose de deux sortes de cellules, des cellules de soutien qui ne méritent pas de description spéciale, et des cellules sensorielles. Il est très facile chez l'adulte et chez l'embryon, de mettre les cellules olfactives en évidence au moyen de la méthode de Golgi, et d'observer une réduction intense des sels d'argent, n'atteignant que les cellules sensorielles. J'ai fait de nombreux essais de

préparation des différentes parties du système nerveux par cette méthode ; très souvent la réduction se faisait mal dans les centres nerveux et les nerfs, mais presque toujours les cellules sensorielles olfactives étaient rendues très apparentes par ce procédé, tandis que d'autres cellules sensorielles, placées aussi superficiellement, par exemple dans les organes de la ligne latérale ne présentaient pas trace de dépôt d'argent. Chaque cellule olfactive se compose d'une partie basilaire renflée, ovoïde, et d'un prolongement étroit qui se dirige vers la surface libre de l'épithélium. Ce prolongement fait légèrement saillie à l'intérieur de la cavité de la fossette et peut être simple ou bifurqué.

LIGNE LATÉRALE

La ligne latérale des *Lophobranches* est constituée par une série de dépressions ou fossettes séparées les unes des autres. Cette série débute à l'extrémité de la queue et on peut la suivre sur les côtés du corps jusqu'à la région céphalique où elle se bifurque pour présenter une disposition très variable suivant les différents genres considérés.

En examinant le corps d'un *Syngnathe de Duméril* ou d'un *S. aiguille*, nous voyons de chaque côté une série de petites fossettes ; chaque fossette se trouve située entre deux anneaux consécutifs, au point de réunion de deux écussons *latéraux supérieurs* et de deux écussons *latéraux proprement dits*. Au point de jonction de ces quatre écussons se trouve en effet, sur une petite surface losangique, une membrane molle, au centre de laquelle on aperçoit la fossette sensorielle. Il y a donc très régulièrement une paire de fossettes par anneau du tronc et de la région caudale.

Dans cette dernière région, les écussons latéraux manquant, comme nous l'avons vu, les organites sensoriels de la ligne latérale se trouvent situés entre les écussons *latéraux supérieurs*, et les écussons *latéraux inférieurs*, à leur point de jonction sur les côtés.

La disposition est la même dans les genres *Nerophis* et *Entelure*, mais avec une légère modification ; il suffit de supposer que la fossette unique du genre *Syngnathe* est remplacée par un groupe de deux fossettes placées l'une dernière l'autre sur une même ligne antéro-supérieure.

Étudions sur des coupes et à de forts grossissements les fossettes sensorielles. Chacune d'elles est une dépression de l'épiderme occupée par un groupe de cellules pyriformes qui, du côté externe, possèdent chacune un prolongement hyalin très fin et faisant saillie au dehors, à la surface du corps. Autour des cellules sensorielles, l'épiderme se modifie pour former des cellules de soutien. Les cellules sensorielles sont en rapport avec le nerf de la ligne latérale, suivant la disposition habituelle.

Sur les coupes transversales faites dans la totalité du corps de plusieurs genres, nous avons pu suivre les différents organites successifs de la ligne latérale, et voir nettement leur disposition métamérique. La coupe transversale qui rencontre les ganglions rachidiens et les ganglions sympathiques présente toujours aussi à la surface externe des téguments, deux fossettes de la ligne latérale, une de chaque côté. Il faut évidemment pour cela que la coupe soit bien exactement perpendiculaire à l'axe du corps.

Chez l'embryon, la disposition est la même et on observe toujours des fossettes sensorielles isolées et disposées métamériquement. Je n'ai jamais rencontré de ligne sensorielle continue, sous forme de sillon ou de canal s'étendant sous l'épiderme dans toute l'étendue du corps ; la ligne latérale des *Lophobranches* est donc formée par un certain nombre de paires de fossettes dont le nombre est égal à celui des anneaux du corps.

Cette disposition segmentaire mérite d'être signalée, et tend à faire croire qu'il en est originellement de même chez tous les autres poissons.

POCHE

Les premiers auteurs qui ont étudié les *poissons lophobranches* ont cru que la poche appartenait à des individus femelles. On sait aujourd'hui que c'est toujours le mâle qui est chargé de porter les œufs. Dans certains cas les œufs sont fixés sur le corps dans la région abdominale entre l'anus et la tête (*Nerophis*) ; dans d'autres cas (*Hippocampus*, *Syngnathus*), ils sont disposés dans une poche située en arrière de l'anus, dans la région caudale. J'ai étudié cette poche surtout dans *S. Dumerilii* et *S. acus*. Voyons d'abord comment les œufs passent du corps de la femelle sur celui du mâle.

Je n'ai pu observer le rapprochement des deux sexes ; mais d'autres auteurs ont vu dans différentes espèces du genre *Syngnathe*, deux individus se rapprocher intimement par leurs faces ventrales et rester unis plus ou moins longtemps. Le passage des œufs d'un individu sur l'autre n'a pas été décrit et je ne pourrai le faire à mon tour, mais il est facile d'en préciser les diverses phases au moyen d'observations diverses. Au moment de la maturité des ovaires, des femelles capturées présentent souvent une papille anale très saillante ; le mâle présente alors en avant un écartement très marqué des lèvres de la poche, formant une sorte de boutonnière dans laquelle s'engagera la papille anale, tandis qu'en arrière, les lèvres sont rapprochées et au contact. J'ai observé cet écartement antérieur des bords de la poche chez des mâles dont le marsupium venait de se remplir d'œufs, aussi bien que chez d'autres individus dont la poche était vide, mais devait prochainement servir de réceptacle aux produits génitaux de la femelle.

Il est donc permis de croire que pendant le rapprochement des sexes, les œufs passent de la papille anale dans la poche du mâle. Les œufs glissent peu à peu d'avant en arrière et sont fécondés au passage; quelquefois la poche n'est pas

entièrement remplie ; mais le cas est fort rare et alors c'est toujours en avant que l'on observe quelques alvéoles vides. En comptant le nombre d'œufs qui se trouvent dans les ovaires de la femelle, chez différentes espèces, on voit que leur nombre est à peu près égal à celui que l'on trouve dans la poche du mâle correspondant. Il n'est donc pas nécessaire qu'un mâle se rapproche de plusieurs femelles pour garnir complètement le marsupium.

Les œufs ne sont pas agglutinés et fixés au corps du mâle dans la poche, par une matière albumineuse, comme on le dit habituellement. Nous verrons comment se fait cette fixation. Étudions en effet aux différents stades de la vie du mâle la structure de la poche. Elle est formée par deux replis des téguments qui viennent se mettre en contact sur la ligne médiane ventrale. Le corps du *Syngnathe*, dans la région caudale, a à peu près une section rectangulaire ; on peut supposer que ce sont les arêtes ventrales qui prennent un développement exagéré et viennent se souder en renflant légèrement leurs bords. Le tissu fibreux squelettique qui se trouve dans toute l'étendue du derme se prolonge dans ces replis pour leur donner une certaine rigidité.

Les deux lèvres de la poche ne sont pas en effet molles et flexibles, mais présentent à peu près la même consistance que le reste des téguments. Les figures 6 (Pl. XXIII) et 3 (Pl. XXIV) montrent la constitution des parois de la poche.

Si nous faisons une coupe transversale dans la région marsupiale avant la gestation, nous trouvons que les parois de la poche sont ainsi constituées : à l'extérieur, on trouve l'épiderme ordinaire, puis le derme, et au-dessous un tissu conjonctif lâche dans les mailles duquel circulent des vaisseaux sanguins et des lymphatiques ; ce tissu présente une grande épaisseur du côté dorsal, entre la cavité de la poche et la masse principale du corps ; cette épaisseur diminue quand on se rapproche des lèvres du marsupium (fig. 5, Pl. XXI, fig. 4, Pl. XXVI).

Enfin la poche est tapissée intérieurement par un épithé-

lium cylindrique présentant çà et là quelques cellules caliciformes à mucus. Cet épithélium cylindrique change d'aspect au moment de la reproduction. Il présente en effet de nombreux plis et villosités qui serviront à la fixation de l'œuf (fig. 6, Pl. XXII).

Ce sont ces plis qui permettent l'adhérence, et il n'y a pas trace de matière albumineuse, agglutinante, sécrétée par l'épithélium. Quand l'œuf est introduit dans la poche, sa coque mince se moule sur les replis de l'épithélium, s'engrène en quelque sorte avec eux et une adhérence intime se produit ainsi (fig. 7, Pl. XXII).

La poche se ferme alors et nous étudions plus loin le mécanisme de cette fermeture. Les œufs augmentent quelque peu de volume par suite des premiers phénomènes du développement, et la poche se distend fortement gonflée. Dans les intervalles qui séparent les œufs sphériques, l'épithélium présente une prolifération active, se soulève autour de chaque œuf, constituant ainsi une loge, une sorte de nid. L'ensemble de ces loges a été figuré (fig. 1, Pl. XXI). A la partie antérieure, les œufs ont été enlevés, tandis que dans la région postérieure, ils ont été laissés en place. Le nombre des alvéoles atteint 400 environ chez des individus de *S. acus* longs de 40 centimètres.

On peut, au début de la gestation, considérer la poche marsupiale comme ayant schématiquement une section transversale triangulaire. Le sommet du triangle serait situé ventralement au point de soudure des lèvres de la poche, et la base serait disposée dorsalement contre la masse principale du corps (fig. 5, Pl. XXI).

Les trois côtés du triangle sont recouverts d'alvéoles, et par conséquent, quand la poche est close et pleine, il y a à son intérieur deux plans d'œufs superposés.

Le contenu de la poche, c'est-à-dire l'ensemble des œufs augmente de volume par suite de la formation des embryons et cependant le volume externe de la région marsupiale varie peu. Étudions les changements survenus : le tissu

conjonctif lacuneux primitivement très épais qui se trouve sous l'épithélium interne, est en quelque sorte comprimé et par suite son épaisseur diminue beaucoup; il laisse ainsi, surtout du côté dorsal un plus grand espace libre pour les embryons. Il suffit de comparer les figures 5 (Pl. XXI) et 1 (Pl. XXVI) pour se rendre compte des changements survenus. C'est donc surtout du côté dorsal que la cavité marsupiale présente une augmentation de volume interne dans la suite du développement. L'épithélium interne primitivement cylindrique est comprimé et devient très plat. Il forme alors une assise de cellules d'une très faible épaisseur sous laquelle se trouvent des vaisseaux sanguins capillaires qui lui sont intimement accolés (fig. 3, Pl. XXI, et fig. 3, Pl. XXI). La coque de l'œuf qui double cet épithélium est, elle aussi, réduite de plus en plus à une extrême minceur.

Les parois des alvéoles sont au début formées par deux assises épithéliales entre lesquelles se trouvent des vaisseaux et un tissu conjonctif, lacuneux, épais (fig. 4, et fig. 1, Pl. XXVI). Ces parois latérales des alvéoles sont comprimées entre deux œufs voisins et alors nous voyons aussi que les deux épithéliums deviennent très plats, presque accolés l'un à l'autre et formant deux minces membranes intimement unies et entre lesquelles se voient çà et là des vaisseaux sanguins ; ces vaisseaux font saillie sur les deux faces de la paroi très amincie des alvéoles et apparaissent nettement en relief et saillants sur des préparations injectées. Le sang se trouve donc amené en contact très immédiat avec la coque de l'œuf, tout autour de ce dernier. Cette constatation aura son importance plus tard (fig. 1, Pl. XXVI).

Fermeture de la poche. — Si l'on observe un *Syngnathe aiguille* mâle avec poche pleine, on remarque sur le vivant une ligne colorée rose qui parcourt toute l'étendue de la poche, dans la région de soudure des deux lèvres. Au premier abord, on croit qu'il y a là un vaisseau sanguin superficiel destiné à la nutrition des œufs. Une étude faite au moyen de coupes va nous renseigner sur la nature de cette

formation. Les deux épidermes qui recouvrent les lèvres de la poche produisent une substance gommeuse, jaunâtre ou rosée. Les deux enduits muqueux ainsi formés se soudent intimement dès qu'ils sont en contact et forment ainsi une ligne colorée visible extérieurement. Sur des coupes, on voit que l'épaisseur de la matière agglutinante est à peu près égale à celle d'une cellule de l'épiderme sous-jacent. Il semblerait naturel de penser que ce sont les cellules caliciformes à mucus qui seules ont produit la substance adhésive ; mais il est facile de constater que celle-ci a été formée par exsudation de chacune des cellules de l'épiderme. Elle apparaît en effet subdivisée en fragments par des cloisons normales à la surface et correspondant aux membranes des cellules épithéliales situées au-dessous (fig. 3, Pl. XXIV).

Son origine est ainsi bien indiquée. Les deux lèvres de la poche sont ainsi fortement soudées entre elles et il faut faire un effort assez considérable pour les séparer, en introduisant une aiguille entre elles. La fermeture ne se produit pas aussitôt après que la poche a été remplie, car nous avons trouvé des mâles dont la cavité marsupiale était complètement pleine d'œuf, mais ses deux lèvres simplement au contact et non encore soudées. Quand les jeunes sont suffisamment développés et sont sur le point de sortir, les deux lèvres se séparent plus facilement. Enfin, après un certain séjour dans l'alcool, l'ouverture de la poche se fait aussi très facilement, sans que la substance adhésive ait cependant été dissoute.

Vascularisation de la poche. — J'ai d'abord pu mettre en évidence la vascularisation abondante de la poche, en pratiquant des coupes transversales totales dans la région caudale de *S. Dumerilii.* Sous l'épithélium qui tapisse l'intérieur de la poche, se trouve un grand nombre de capillaires très rapprochés les uns des autres. En outre ces capillaires se rencontrent encore très nombreux sur les parois latérales des alvéoles, et l'œuf m'est apparu alors comme entouré d'une nappe sanguine.

J'ai pu me procurer ensuite des individus de *S. acus* long de 40 à 50 centimètres, ayant des embryons à différents stades, et les injecter au bleu Ranvier ou au chromate de plomb. L'injection a été faite par l'aorte ou par la veine cardinale postérieure. Le bleu Ranvier passe très facilement et m'a donné les meilleurs résultats. Dans ces conditions, j'ai pu obtenir des préparations très démonstratives et injecter tout le réseau de capillaires qui tapisse compètement les alvéoles. Chaque loge présente sur toute sa surface un lacis serré de très fins vaisseaux sanguins que j'ai pu d'ailleurs photographier. Sur une épreuve photographique agrandie j'ai pu calculer approximativement la surface occupée par les vaisseaux sanguins. Cette surface est équivalente environ au cinquième de la surface totale d'une loge (fig. 7, Pl. XXIV).

On trouve dans la région caudale les artères et veines intercostales habituelles ; ce ne sont pas les artères intercostales qui irriguent la poche, mais des artères distinctes qui partent directement de l'artère caudale et ne présentent d'ailleurs aucune régularité ou symétrie dans leur ensemble. Des veines ramènent le sang de la poche et se jettent dans l'amas lymphoïde ventral décrit précédemment et aboutissent finalement à la veine caudale, sans s'être fusionnées avec les veines intercostales. Il y a donc pour la poche un système de vascularisation distinct de celui qui, chez les autres poissons, existe dans la région caudale correspondante. Considérant la surface considérable du réseau capillaire, et d'autre part la faible épaisseur des membranes qui séparent le sang et l'embryon, il est évident qu'il y a des échanges gazeux entre le mâle et les jeunes. D'ailleurs la poche est complètement close, sans communication avec l'extérieur. Il était donc nécessaire que la nutrition gazeuse se fît par l'intermédiaire du sang dans la poche. En dehors des périodes de gestation, la vascularisation de la poche diminue et les vaisseaux sanguins ne sont alors pas plus développés que dans les autres portions des téguments. Ces

différents faits nous montrent qu'il y a chez les *Lophobranches* une véritable placentation physiologique.

Non seulement il y a des échanges gazeux entre les embryons et le mâle, mais je crois pouvoir affirmer que le sang apporte aux jeunes en dehors de l'oxygène des aliments solides dissous dans le sérum. En effet, si on ouvre la poche sur un mâle vivant, on voit s'écouler en assez grande abondance un liquide légèrement blanchâtre qui ne provient pas de la rupture des vaisseaux sanguins ou lymphatiques. Ce liquide est très fluide, nullement visqueux et ne sert pas à produire l'adhérence des œufs dans les alvéoles. Après l'ouverture de la poche, il est assez difficile d'extraire les œufs, et leur adhérence est d'autant plus grande qu'ils sont plus jeunes, Sur des coupes transversales faites dans la totalité de la poche nous voyons que les œufs laissent entre leur coque et le vitellus un espace vide qui va en augmentant de plus en plus par résorption de la masse vitelline. En outre les deux rangées d'alvéoles superposées ne sont pas intimement appliquées l'une contre l'autre et il y a entre les deux plans d'alvéoles encore quelques espaces vides. La figure 1 (Pl. XXVI) montre ces différents espaces libres. Ces deux catégories de lacunes sont remplies par un liquide coagulable par les réactifs fixateurs, et ne contenant pas d'éléments figurés. C'est ce liquide qui s'écoule au dehors, quand on ouvre la poche par décollement de ses bords. Il doit être formé par du sérum provenant d'une exsudation à travers la paroi des vaisseaux sanguins et lymphatiques. Sur des coupes, il présente l'aspect de l'albumine coagulée que l'on observe dans les vaisseaux sanguins.

Poursuivant cet ordre d'idées, j'ai essayé, à plusieurs reprises, d'extraire les œufs de la poche du mâle et de suivre leur développement dans de l'eau de mer. J'ai pris de grandes précautions pour avoir ces œufs intacts, sans briser leur coque, et je les ai ensuite déposés dans de petits cristallisoirs immergés dans de l'eau de mer aérée et pure. J'ai d'abord fait l'expérience avec des œufs

pris peu après la ponte, c'est-à-dire peu après la pénétration dans la poche. Jamais dans ces conditions je n'ai pu voir le développement se continuer plus de quelques heures. Les œufs qui étaient transparents deviennent opaques et meurent. Si au lieu de m'adresser à des œufs jeunes, je fais l'expérience avec des embrvons déjà développés mobiles dans l'eau de mer, mais avec un vitellus encore volumineux, le résultat est le même et les embryons meurent toujours rapidement. Dans ce dernier cas, tantôt je conservais la coque intacte, tantôt je brisais la coque pour extraire les embryons. Je n'ai pu conserver des embryons vivants plus de quarante-huit heures, que dans le cas où ils sont déjà très avancés en âge c'est-à-dire quand le vitellus est presque complètement résorbé et quand ils sont sur le point de sortir de la poche.

Ces faits montrent que les jeunes ont absolument besoin de recevoir du corps du parent, non seulement des aliments gazeux, mais aussi probablement des aliments solides dissous dans le sang, et passant par osmose dans l'embryon.

Quand les embryons sont suffisamment développés, les deux lèvres de la poche se séparent, et les jeunes nagent immédiatement dans l'eau sans que le mâle semble s'en préoccuper dans la suite. Les parois latérales des alvéoles se sont amincies peu à peu, et une desquamation partielle les fait disparaître. Bientôt il ne reste plus trace des loges ovifères.

Époque de la gestation. — Je ne me suis pas proposé de rechercher les époques pendant lesquelles on trouve des mâles avec poche pleine, dans les différentes espèces *Lophobranches*. Je puis simplement, à titre de renseignement partiel, dire que, sur la côte de Boulogne, on trouve abondamment des mâles en reproduction, dans les espèces *S. acus* et *S. Dumerilii*, depuis la fin du mois de mai jusqu'à fin de septembre.

Appareil reproducteur. — Les sexes sont séparés; on

distingue facilement le mâle de la femelle par la présence de la poche chez le mâle, dans les genres où elle existe. Quand les œufs ne sont pas enfermés dans une poche et sont fixés à la face inférieure du tronc, il n'y a pas de différence entre les deux sexes, en dehors des périodes de gestation.

Ovaire. — Il y a chez la femelle deux ovaires semblables, et on n'observe pas de différence notable et constante entre les deux organes. La dissymétrie de l'appareil circulatoire n'a aucune influence sur le développement des organes reproducteurs.

Avant la période de maturité, chaque ovaire a la forme d'un cylindre blanchâtre étroit, qui a une longueur double de l'espace qui sépare la valvule iléo-cœcale de l'anus. A la maturité, l'ovaire grossit beaucoup, augmente de diamètre et de longueur, distendant la paroi abdominale et s'étendant plus loin en avant. La teinte est rose vif, car les œufs ont cette couleur et sont visibles par transparence à travers la paroi amincie de l'organe.

Chaque ovaire est fixé à la paroi dorsale de la cavité abdominale par de nombreux vaisseaux sanguins à paroi blanche nacrée. Il n'existe pas de mésoarium chez l'adulte. Le feuillet péritonéal qui supporte habituellement l'ovaire est visible chez l'embryon ; plus tard, il n'en reste plus que des lambeaux et chez l'adulte il n'y en a plus trace ; les même faits que nous avons signalés à propos de la disparition du mésentère du tube digestif se retrouvent pour l'ovaire.

Les deux ovaires se fusionnent très près de l'anus et s'ouvrent au-dessous de l'orifice urinaire. Pour étudier la structure plus intime de l'ovaire, fendons cet organe sur la ligne médiane ventrale chez *Entelurus* ou *Nerophis* un peu avant la maturité, et étalons sur un plan les deux moitiés de l'ovaire. Sur la ligne médiane, nous trouvons un raphé longitudinal saillant parcouru par un gros vaisseau sanguin. A droite et à gauche sont deux masses d'œufs for-

mant deux bourrelets longitudinaux. Chaque bourrelet est formé par des œufs qui prennent naissance de chaque côté du raphé et vont en augmentant de diamètre en s'éloignant vers les bords de la préparation. Il y a donc dans les deux genres indiqués symétrie de l'organe par rapport à un plan et deux foyers pour la production des ovules. C'est le cas le plus simple (fig. 13).

Dans le genre *Syngnathus*, si l'on fait une observation dans les mêmes conditions, on trouve le raphé médian occupé par un vaisseau sanguin et d'un côté seulement une ligne de formation de jeunes œufs qui vont en augmentant de volume à partir de leur lieu d'origine ; l'ovaire n'est plus symétrique par rapport à un plan. Pour passer de l'ovaire de *Entelurus* à celui de *Syngnathus*, il suffit de supposer qu'un des foyers de production des ovules a disparu d'un côté du raphé médian.

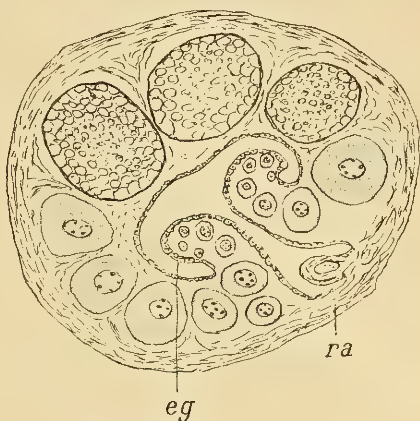


Fig. 13. — Coupe transversale dans l'ovaire de *Nerophis lumbricoïde*. Les œufs prennent naissance de chaque côté du raphé médian ; il y a deux foyers de production des ovules. — *ra*, raphé médian ; *eg*, épithélium germinatif.

Pour achever cette étude, étudions l'ovaire mûr de *S. Dumerilii* sur des coupes transversales.

On trouve d'abord à l'extérieur une enveloppe formée par du tissu conjonctif, et qui envoie vers l'intérieur des cloisons conjonctives séparant les œufs les uns des autres. Dans ce stroma fibrillaire, circulent de nombreux capillaires. Le raphé médian présente en son milieu la coupe d'un vaisseau sanguin volumineux. La cavité interne de l'ovaire est tapissée par un épithélium qui, près du raphé médian, forme un bourrelet et devient germinatif dans toute la longueur de l'ovaire.

Les cellules épithéliales donnent naissance par division à des ovules qui s'en éloignent et grossissent peu à peu. Les gros œufs sont ainsi refoulés du côté opposé à celui où ils ont pris naissance, revenant vers le lieu d'origine, près du raphé médian. Il est facile maintenant de suivre ce qui se passe dans le genre *Entelurus*, où de chaque côté du raphé est un bourrelet germinatif; les deux bourrelets fonctionnent également, et donnent naissance à des ovules dont les plus gros sont du côté opposé au raphé dorsal, c'est-à-dire sur une ligne médiane ventrale.

Étude de l'œuf. — Suivons l'ovule depuis sa formation dans l'épithélium germinatif, jusqu'à sa sortie du corps. Les ovules jeunes présentent la constitution habituelle ; la vésicule germinative est volumineuse et renferme des corpuscules nucléaires ou taches germinatives très réfringentes. La membrane de l'œuf est d'abord très mince, et prend ensuite, chez les œufs plus gros, la structure que nous allons décrire : dans le genre *Syngnathus*, on trouve à l'extérieur une mince enveloppe conjonctive, puis au-dessous une couche de cellules formant l'*épithélium du follicule*. Les cellules de cette assise présentent deux aspects différents ; nous pouvons en effet distinguer dans l'œuf deux pôles, un pôle interne dirigé vers l'intérieur de l'ovaire et un pôle externe. Au pôle interne, les cellules du follicule sont aplaties, tandis que, du côté du pôle externe, elles sont hautes, allongées dans le sens radial et forment par conséquent par leur ensemble une membrane plus épaisse. Au-dessous est une membrane réfringente, et plissée dans laquelle je n'ai pu voir de stries radiales; elle occupe la place de la *zona radiata* des œufs d'autres genres de *Lophobranches*. Vient ensuite une membrane vitelline peu épaisse et au-dessous la substance vitelline formée de globules transparents serrés les uns entre les autres.

Dans le genre *Entelurus*, j'ai fait des coupes dans l'ovaire avant la maturité et je trouve les couches successives suivantes : l'*épithélium du follicule*, puis une *zona radiata* très

nette, bien caractérisée, très épaisse, ensuite une membrane vitelline subdivisée elle-même en une *zone granuleuse* et une *zone anhyste*, et enfin les globules vitellins (fig. 5, Pl. XXV).

Quand l'œuf est expulsé du corps de la femelle, sa membrane est réduite à une enveloppe mince anhyste, et l'*épithélium du follicule* ainsi que la *zona radiata* ont disparu.

Testicules. — Les testicules occupent la même situation que les ovaires et sont deux cylindres blancs nacrés dépourvus de mésentère. Leur structure est très simple; chacun d'eux présente en général une cavité unique dont l'épithélium produit des *spermatogemmes.* On peut dilacérer un testicule sous le microscope et observer ces *spermatogemmes* dont chacune a la forme d'une cellule à noyau central et à noyaux secondaires disposés régulièrement à la périphérie. Il y a en général neuf de ces noyaux dont chacun est prolongé vers l'extérieur par un long flagellum.

La *spermatogemme* se meut en tournoyant au moyen de ses flagella; ses noyaux ou *spermatides* se séparent et donnent naissance à des spermatozoïdes n'offrant rien de particulier.

Développement de *Syngnathus Dumerilii.*

L'œuf est fécondé au moment de la ponte, comme nous l'avons vu, et est entouré alors par une membrane mince, sans trace de la *zona radiata.* On comprend que la coque de l'œuf soit beaucoup moins épaisse que dans la plupart des œufs de *Téléostéens*, puisqu'il y a protection dans la poche du mâle ou par la paroi des alvéoles, quand il n'y a pas de poche. Sous la coque, on trouve une masse vitelline composée d'un grand nombre de sphérules réfringentes et de couleur rose.

A un des pôles de l'œuf se trouve un épaississement de couleur grise, qui, vu de face, a la forme d'un disque composé de cellules très granuleuses. Dans les œufs les plus

jeunes que j'ai pu observer dans la poche de *S. Dumerilii*, ce disque était constitué par environ trente cellules. Si l'on observe ce disque germinatif de profil, on constate qu'il forme une saillie notable à la surface du vitellus, ses bords étant surélevés et ne formant pas une assise cellulaire dont les bords se confondent insensiblement avec le vitellus sous-jacent (fig. 5, Pl. XXIV). Il m'est difficile de fixer l'âge des œufs étudiés; les plus jeunes sont ceux que je viens de décrire, et ont été pris dans une poche de *Syngnathus Dumerilii*, à moitié pleine, ce qui ne se présente jamais lorsque les œufs ont déjà subi un développement de plusieurs jours, et que les embryons sont nettement formés. Il est donc vraisemblable de penser que le mâle à poche incomplètement remplie avait été capturé pendant l'accouplement et que l'opération de remplissage du marsupium a été interrompue par la capture. J'aurais voulu suivre le développement des œufs dans l'eau de mer et noter jour par jour leur développement. Or le développement ne peut se produire dans ces conditions, comme je l'ai déjà dit; j'avais pensé aussi pouvoir prélever des œufs dans la poche et laisser les autres en place pour les reprendre plus tard. Mais le mâle sur lequel a été fait un premier prélèvement souffre immédiatement ; quelles que soient les précautions prises pour ne pas faire de lésion importante, et malgré la rapidité de l'opération d'ouverture d'une partie de la poche, il nage mal dès qu'on le remet dans l'eau, se tient sur le côté du corps et meurt dans les vingt-quatre heures qui suivent. Je décrirai donc la transformation des embryons sans pouvoir indiquer leur âge d'une façon exacte, comme on le fait d'habitude, dans une étude de ce genre.

La segmentation du disque germinatif continue et forme une calotte de cellules appliquée sur le vitellus, et comparable à ce que l'on observe chez les autres poissons. Sur l'un des bords, les cellules forment un épithélium plus net qui s'invagine pour donner naissance à une gastrule rudimentaire (fig. 4, Pl. XXVI). Le bord ainsi invaginé doit être le

bord postérieur ; il se produit donc dans les embryons de *Lophobranches* une gastrule primitive semblable à celle qui a été décrite chez les *Sélaciens*.

L'autre bord du disque, qui sera le bord antérieur, est moins saillant à la surface du vitellus, se confondant insensiblement avec lui. Au-dessous du disque germinatif est le vitellus qui présente en ce point de nombreux mérocytes, et, entre la couche de mérocytes et le disque germinatif, se trouve une cavité de segmentation très nette.

J'ai pu ainsi oberver des stades embryonnaires très jeunes, et j'espérais avoir une série continue d'embryons, me permettant notamment de voir la formation du système nerveux central. Or, il y a une lacune entre ces embryons très jeunes, et ceux que j'ai pu rencontrer ensuite et qui tous sont déjà bien formés, ayant déjà des vésicules optiques distinctes.

Je suivrai donc le développement après avoir négligé quelques stades. L'embryon est courbé à la surface de l'œuf, et grandissant toujours en restant enfermé dans l'alvéole de la poche, arrive à former deux tours enroulés à la surface du vitellus.

Le vitellus forme un amas sphérique situé à la face ventrale de l'embryon et s'étendant depuis l'anus, jusqu'à la région cardiaque. Il diminue peu à peu de volume, se détachant en quelque sorte du corps en avant et en arrière mais restant néanmoins adhérent à l'embryon par une large surface. Il n'y a jamais à aucun moment un pédicule vitellin étroit comme chez les *Elasmobranches*. Le sac vitellin est toujours situé en dehors du tube digestif, ne communiquant jamais avec l'intestin. La disparition se fait progressivement par absorption au moyen des vaisseaux sanguins que nous décrivons plus loin. A sa surface sont de nombreux mérocytes. Quand l'embryon sort de la poche il renferme encore une notable réserve vitelline qui se trouve située toute entière à la face ventrale de l'intestin, entre celui-ci et la peau.

Dans les embryons du genre *Hippocampus*, le vitellus est d'abord une masse ventrale par rapport à l'intestin, celui-ci étant appliqué très intimement contre la corde dorsale. Plus tard, quand les embryons sont plus âgés, le tube digestif s'allonge et vient se placer dans la plus grande partie de son étendue, contre la paroi ventrale de l'abdomen. Le vitellus a diminué de volume et ce qui en reste est inclus dans la cavité abdominale, entre la chorde dorsale et l'intestin ; il forme en général deux masses distinctes, l'une à droite, l'autre à gauche. Dans le genre *Syngnathus*, le vitellus est toujours ventral par rapport au tube digestif.

J'étudierai maintenant le développement de l'appareil circulatoire de *S. Dumerilii*.

Appareil circulatoire. — Au début de la circulation on trouve le cœur constitué par l'oreillette et le bulbe, à la suite duquel vient en avant l'artère ascendante qui ne possède qu'une crosse ou arc mandibulaire de chaque côté. Les branchies se forment ensuite, et chaque arc branchial est alors parcouru par une crosse aortique. Les modifications ne seront plus très considérables dans la région branchiale et on observe bientôt la disposition de l'adulte.

L'artère aorte arrive dans la région postérieure du corps, non loin de l'extrémité caudale et se continue directement par la veine caudale dans laquelle elle débouche à plein canal en se recourbant. Étudions de suite les modifications qui surviendront plus tard dans la circulation de la queue. La nageoire caudale se forme, et présente des rayons distincts. Alors la veine caudale cesse de communiquer directement avec l'artère caudale; les deux vaisseaux sont séparés à leurs extrémités postérieures par un réseau de capillaires interposé, qui se répand principalement dans la nageoire caudale. L'extrémité postérieure de l'aorte caudale se divise en plusieurs artérioles ; il y en a en général une paire pour chaque rayon de la nageoire ; le sang qui circule ainsi est ramené par des veines dans un renflement ovoïde situé à la base de la nageoire (fig. 7, Pl. XXIII et fig. 1, Pl. XXV).

Ce renflement est contractile et doit être considéré comme un cœur veineux. Il est très facile de l'observer au compresseur sur des embryons parfaitement vivants, de voir ses contractions et le sang qui y circule. Dans les conditions de l'observation au compresseur, les contractions n'ont pas un rythme régulier; on peut compter en moyenne une contraction par seconde. Les battements du cœur veineux ne sont pas en coïncidence avec ceux du cœur proprement dit (fig. 4, Pl. XXIV).

Plus tard, dans des individus plus âgés, longs de 4 à 5 centimètres, on n'observe plus ce cœur veineux et chez l'adulte, par la méthode des coupes, ou par l'observation directe, je ne l'ai plus retrouvé; c'est donc un organe embryonnaire et qui disparaît de bonne heure.

Nous étudierons maintenant le développement de l'appareil circulatoire dans la région médiane du corps, et en particulier ses rapports avec le vitellus. La veine caudale est parallèle à l'artère caudale et située au-dessous d'elle jusqu'à l'anus. En ce dernier point, elle forme un coude à angle presque droit, passe à droite ou à gauche de l'intestin et après avoir accompagné l'intestin sur une faible longueur va dans le vitellus où nous le suivrons plus tard (fig. 7, Pl. XXIII et fig. 1, Pl. XXV).

Nous pouvons donc désigner à ce moment la veine caudale du nom de veine sous-intestinale, et distinguer dans cette veine un segment post-anal, et un segment préanal.

Le segment post-anal ne subira pas de modifications dans sa situation et sera l'artère caudale de l'adulte.

Le segment préanal se continue en avant par une veine qui suit d'une façon continue le bord ventral de la masse vitelline, et vient se jeter en avant dans l'oreillette. Cette veine que nous pouvons appeler vitelline forme donc à peu près un demi-cercle autour et à la surface du vitellus (fig. 1, Pl. XXV et fig. 7, Pl. XXIII).

On peut la subdiviser par la pensée en deux moitiés ou quarts de cercle. Chaque quart de cercle est réuni à

l'autre par un réseau de capillaires qui circulent à la surface et dans l'épaisseur du vitellus. Je n'ai pas trouvé de paroi propre à ces vaisseaux sanguins.

Au même stade, l'aorte a donné naissance à une artère qui se dirige vers l'intestin et qui sera plus tard le tronc cœliaque (fig. 1, Pl. XXV).

A ce moment, il n'y a pas encore trace de veine cardinale ni de veine porte hépatique. Cette phase correspond donc à celle que l'on rencontre dans beaucoup de vertébrés, et où la veine caudale se prolonge en avant par la veine sous-intestinale.

L'absorption du vitellus se fait peu à peu par la veine vitelline et ses nombreuses ramifications. On arrive alors bientôt à un stade représenté par la figure 1 (Pl. XXV).

Le foie s'est formé et présente une circulation abondante. La veine hépatique se fusionne alors à la sortie du foie avec la veine vitelline vers le point où cette dernière aboutit à l'oreillette. Le segment préanal de la veine sous-intestinale, après avoir contourné l'intestin émet en avant une branche qui suit la face ventrale du tube digestif. Ce rameau d'abord très court, s'étend davantage en avant, et sera, chez l'adulte, la veine que nous avons décrite dans la masse pancréatique intestinale droite. Elle atteindra le foie comme nous l'avons décrit et figuré précédemment, dans l'étude de l'appareil circulatoire.

D'autre part, et pendant ce temps, la veine cardinale postérieure a pris naissance et s'est développée progressivement d'avant en arrière.

Le segment post-anal de la veine sous-intestinale se met en rapport avec la veine cardinale postérieure et il devient alors la veine caudale de l'adulte.

Quand cette jonction s'est opérée, le segment préanal de la veine sous-intestinale n'est plus relié à la veine caudale ; la partie qui le réunissait à la veine caudale autour du cloaque s'est atrophiée, de telle sorte que le sang de la veine caudale ne circule plus dans le vitellus (fig. 1, Pl. XXV).

L'artère intestinale ou mésentérique postérieure est formée à ce moment, et se divise en capillaires dans la partie postérieure de l'intestin; le sang de cette artère passe alors dans ce qui subsiste du segment préanal de la veine sous-intestinale et va ensuite dans la masse vitelline.

J'ajoute que dans les embryons à la sortie de la poche, on n'observe qu'une seule veine cardinale postérieure. L'autre a existé chez des embryons plus jeunes, et sous une forme très rudimentaire, mais s'est atrophiée de très bonne heure.

J'ai décrit dans d'autres chapitres, le développement de divers autres organes tels que les capsules surrénales, le rein, la vessie natatoire, etc. L'origine du foie et du pancréas a été étudiée par d'autres auteurs, en particulier par M. Laguesse. Le développement des organes des sens, du tube digestif, de l'appareil respiratoire ne présente rien de particulier à signaler.

CONCLUSIONS

1° Les téguments se composent de l'épiderme et du derme : l'épiderme est constitué en général par deux assises de cellules dont la plus externe est formée, dans *S. Dumerilii*, de cellules très allongées ; dans les *Hippocampiniens*, l'assise correspondante donne naissance à des écailles d'origine unicellulaire. Le derme renferme dans tous les genres des plaques résistantes formées par du tissu fibreux, dense et régulièrement imbriquées.

2° L'appareil digestif est construit sur le type habituel. Le mésentère visible chez l'embryon est toujours absent chez l'adulte. Le canal pancréatique s'ouvre dans l'estomac, très en avant du canal cholédoque. Le pancréas comprend une portion conglomérée accompagnant l'intestin, et une portion diffuse accompagnant les canaux pancréatiques biliaires, et formant dans certains genres une glande intra-hépatique.

La bouche s'ouvre par l'action de deux muscles principaux, les sterno-hyoïdiens et les géniohyoïdiens ; ces derniers ont besoin, pour agir sur les maxillaires inférieurs, de prendre un point d'appui fixe sur les cartilages hypohyaux, relevés en arrière par la contraction des muscles sterno-hyoïdiens.

3° Le sang présente des globules rouges discoïdes ou elliptiques suivant les genres. Les veines jugulaires ou cardinales antérieures sont de larges sinus très dilatés et à paroi mince. La veine cardinale gauche postérieure est complètement absente et celle du côté droit bien développée, se continuant à plein canal avec la veine caudale.

4° L'appareil respiratoire des *Lophobranches* est construit sur le même type que celui des autres *Téléostéens*. Une

houppe de *Lophobranche* est équivalente à une lamelle branchiale dont les lamelles secondaires auraient un plus grand développement en surface. Il y a par suite moins de houppes branchiales chez un *Lophobranche* que de lamelles branchiales chez un *Téléostéen* typique.

5° La vessie natatoire est un sac à parois minces dans la plus grande partie de son étendue ; en avant, elle devient pleine et forme ainsi une masse jaune très vasculaire. Elle ne communique jamais avec le tube digestif chez l'adulte ; cette communication existe toujours chez l'embryon.

6° La face dorsale de la cavité abdominale est tapissée par une masse de tissu lymphoïde ; ce tissu est appliqué contre la colonne vertébrale et sur la base des côtes ; il est donc situé dorsalement par rapport au rein et à l'aorte ; il se prolonge dans toute l'étendue de la région caudale, formant une gaine autour de l'artère et de la veine caudales. Le sang veineux qui a circulé dans les muscles de la région abdominale et caudale forme un réseau de capillaires dans le tissu lymphoïde avant de venir se jeter soit dans la veine cardinale postérieure, soit dans la veine caudale. La fonction du tissu lymphoïde est probablement hématopoiétique.

7° Le corps thyroïde est formé de deux parties, distinctes en arrière, et confondues en avant. Chaque moitié est développée autour d'une des veines de Duvernoy. Le corps thyroïde est donc situé contre la paroi ventrale du pharynx, entre ce pharynx et l'artère branchiale ascendante. Il se compose d'un grand nombre de vésicules closes dont le diamètre va en diminuant d'arrière en avant. Chaque vésicule a en général une paroi d'une seule assise de cellules, autour de laquelle sont de nombreux capillaires appliqués étroitement sur la vésicule. La structure des vésicules thyroïdiennes est celle de glandes acineuses à sécrétion mérocrine.

8° Le thymus est constitué par deux masses cellulaires dont chacune occupe la paroi interne adjacente au pharynx de chaque chambre branchiale. On n'y rencontre aucun vaisseau sanguin. Des cellules émigrent du thymus pour

arriver dans les vaisseaux lymphatiques situés immédiatement en dedans de l'organe.

9° Le rein droit paraît être seul développé, et forme une gaine autour de la veine cardinale unique. Il est constitué par des tubes peu ramifiés et parallèles à la veine cardinale ; chaque tube a une paroi d'une seule assise de cellules sécrétrices, et est accolé très intimement à la paroi de la veine cardinale ; cette paroi est très mince, et l'osmose des principes constitutifs de l'urine se fait directement à travers la paroi de la veine dans les tubes urinifères ; les corpuscules de Malpighi sont toujours absents.

10° Les capsules surrénales sont deux glandes vasculaires closes situées à la face ventrale du rein, au niveau de la région où les deux uretères débouchent dans la vessie urinaire, par conséquent très peu en avant de l'anus.

Chez l'embryon, elles proviennent de deux diverticules creux dont chacun est un bourgeonnement de la partie postérieure d'un canal de Wolff. La communication de la capsule surrénale embryonnaire avec le canal de Wolff disparaît, et la vésicule close qui en résulte se subdivise en deux, puis en d'autres vésicules secondaires. On aura ainsi un amas plus ou moins compliqué de vésicules closes, qui sera la capsule surrénale de l'adulte.

11° Le squelette est presque entièrement fibreux. On ne rencontre de cartilages nets que dans la région cranienne et dans les rayons des nageoires. La corde dorsale persiste pendant toute la vie, dans toute l'étendue de la colonne vertébrale.

12° Le système nerveux est construit sur le type habituel. Le grand sympathique est constitué par une double chaîne de ganglions, et on trouve toujours une paire de ces ganglions par anneau du corps. Il y a donc là une disposition nettement métamérique qui se retrouve encore dans les organes de la ligne latérale ; on trouve en effet une paire d'organites sensoriels par anneau.

13° Dans le genre *Syngnathe* existe chez le mâle une

poche située dans la région caudale et contenant les œufs qui s'y développent. Cette poche est complètement close, très vasculaire au moment de la gestation, constituant un placenta physiologique ; l'osmose des principes nutritifs et des gaz se fait entre les capillaires du parent et les embryons.

14° Les ovaires et les testicules ne présentent rien de particulier. L'œuf est fixé dans la poche sur des replis de l'épithélium qui tapisse cette cavité, sans intervention d'aucune matière albumineuse de sécrétion.

Le développement de l'appareil circulatoire présente un stade de veine sous-intestinale circulant dans le vitellus et l'absorbant. Il existe chez l'embryon un cœur veineux situé à la base de la nageoire caudale. Chez l'embryon très jeune, on observe une seule veine cardinale droite, et à gauche de la colonne vertébrale est l'aorte seule. De chaque côté de la veine cardinale unique est un canal de Wolff. Il y a donc deux reins au début, mais situés sur le côté droit tous les deux. Les canaux de Wolff se ramifient pour constituer deux masses sécrétrices qui se confondent, se pénètrent et forment en apparence un seul rein entourant la veine cardinale droite chez l'adulte. Donc la masse rénale, qui paraît unique au premier abord, a une origine double et représente deux reins fusionnés et situés du même côté du corps.

PRINCIPAUX OUVRAGES CONSULTÉS

EN DEHORS DES TRAITÉS GÉNÉRAUX

---

1. Allis, *The Anatomy and Developpement of the lateral line in Amia calva* (Journn. of Morphology, vol. II, nº 3, 1899).
2. Antipa, *Uber die Beziehungen der thymus zu den sogenannten Kiementpatenorganen bei Selachiern* (Anat. Anz., nºs 21-22).
3. Alessandro Coggi, *Intorno ai corpi rossi della uscica natatoria di alcuni Teleostei* (Mittheilungen Neapel, 1886-1887).
4. Ayers, *Beitrag. z. Anatomie und Physiologie der Dipnoer* (Iena Zeitschrift. f. Naturw., Bd. XVIII).
5. Afanassiew, *Uber die concentrischer körper der Thymus* (Archiv. f. Mik. Anat., 1877).
6. Balfour, *A monograph on the developpement of Elasmobransh Fishes* (London, 1878).
7. Balfour and Parker, *On the structure and developpement of Lepidosteus* (Philos. Transactions of the royal Society, part. II, 1882, p. 411-424).
8. Beard, *The system of branchial sense organ and their associated ganglion in Ichthyopsidea* (Quart. Journ. Mic. sc., vol. XXVI, 1886).
9. Beard, *The Devpt and probable function of the Thymus* (Anat. Anz., Bd. IX, nº 15).
10. Beard, *Devpt of the Thymus* (Journ. R. Mic. Soc. London, 1894, part. IV, p. 436).
11. Bemmelem, *Uber die suprapericardialkörper* (Anat. Anz., 4 jahrg., nº 13).
12. Biondi, *Contribution à l'étude de la glande thyroïde* (Arch. ital. de Biologie, 1892).
13. Boas, *Uber die arterienbogen der Wirbelthiere* (Morphol. Jahrbuch., 1888.
14. Boas, *Uber Herz und arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus* (Morphol. Jahrbuch., 1880).
15. Braunn, *Arbeiten aus dem Institut in Würzburg* (Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien, vol. V, 1882).
16. Breisacher, *Untersuchungen über die glandula thyroïdea* (Archiv. für Anat. und Physiologie, 1890).
17. Collinge, *The sensory canal system of Fishes Ganoïd* (Quart. Journ. mic Soc., vol. XXXVI, p. 499-530).
18. Collinge Walter, *On the so called suprarenal Bodies in Cyclostoma* (Anat. Anzeig., Bd XIII, nºs 9-10).

19. Cunningham, *Reproduction and developpement of Teleostean Fishes* (Abst. in Journ. R. Mic. Soc. London, 1889, n° 4, et 1895, p. 291-292).
20. Cuvier et Valenciennes, *Histoire naturelle des Poissons*. Paris, 1828).
21. V. Diamare, *I corpuscoli surrenali di Stannius ed i corpi del cavo abdominale dei Teleostei* (Boll. Soc. natural Napoli, vol. IX, ann. ix).
22. Dohrn, *Studien der Urgeschicte des Weibelthierkörper, Pseudobranchie der Teleostier* (Mitt. Zool. stat. Neapel, Bd. VII, p. 128-176).
23. Emery, *Zur Morphologie der kopfniere der Teleostier* (Biol. Centralblatt, Bd. I, 1881.
24. Fischelis, *Beitrage zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der glandula Thyroïdea und gl. Thymus* (Archiv. f. Mikrosk. Anatomie, Bd. XXV, 1885).
25. Fusari Romeo, *Osservazioni sulli terminazioni nervose e sulla sviluppo delle capsule surrenale* (Atti R. Accad. Lincei, vol. VI, fasc. 11, p. 70-78 et 520-526).
26. Grosgluck, *Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier* (Zool. Anz. Jahrg. IX, 1886).
27. Gœppert, *Die Entwicklung der Pankreas der Teleostier* (Morphol. Jahrbuch, Bd. XX, p. 90-111).
28. Guitel, *Recherches sur les Lepadogasters*. Thèse Paris, 1889.
29. Heinke, *Die gobiidæ und Syngnathidæ der Ostsee nebst biologischen Bemerkungen* (Archiv. f. Naturg. Jahrg. 46, Heft 3).
30. Henneguy, *Développement des poissons osseux* (Journ. de l'Anat. et Phys., t. XXV, 1888).
31. Ibis, *Uber den sinus procervicalis und uber die Thymusanlage* (Archiv. f. Anat. und Physiol., 1886).
32. J.-F. Holm, *Developpement of olfactory organ in Teleostei* (Journ. Roy. Mic. Soc. London, 1894).
33. Howes, *On the intestinal canal of the Ichthyopsidea* (Journ. Linn. Soc. London, vol. XXIII, p. 381-410).
34. De Haan, *Sur le cheval marin. Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses des insectes*. Paris, 1832.
35. Klaatsch, *Zur Morphologie der Fischuppen und zur geschichte der Hartsubstanzgewebe* (Morphol. Jahrbuch., Bd. XVI).
36. Alf. Kohn, *Studien über die Schilddrüse* (Archiv. f. mik. Anat., 44, Bd III).
37. Laguesse, *Développement du pancréas chez les poissons osseux* (Journ. de l'anat. et de la physiol., n° 1, 1894).
38. Langendorff, *Beitrage zur Kenntniss der Schilddrüse* (Arch. f. Anat. und Physiol. Jahrg. 1889. Suppl. Bd., p. 217-242).
39. List, *Uber die Beziehung der Harnblase zu dem Enddarme bei Teleostierembryonen* (Anat. Anz., Jahrg. IV, n° 16).
40. Lockwood, *More about the Hippocampus* (American Naturalist, vol. XXI, n° 2).
41. Fr. Maurer, *Schilddrüse und Thymus der Teleostier* (Morphol. Jahrbuch, t. XI, 1886), et *Schildrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien* (Morphol. Jahrbuch., 1888).
42. Mac Leod, *Recherches sur l'appareil reproducteur des poissons osseux* (Bull. Acad. des Sc. de Belgique, 50e année, 3e série, t. I, n° 415).
43. De Meuron, *Archives des Sciences physiques et naturelles de Genève*, 1886.
44. E. Moreau, *Le Syngnathe à nageoires pectorales courtes* (Bull. Soc. zool. France, t. XVI, n° 6).

45. Paul Mitrophanow, *Embryologie des Sélaciens* (Archiv. Zool., exp. 3, t. I, n° 2).
46. Mac Murrich et J. Playfair, *On the osteology and developpement of Syngnathus Peckianus* (Quart. Journ. Micros. Sc., vol. XXIII, 6).
47. Peters, *Uber die Verschiedenheit von Syngnathus Zambezensis* (Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin, 1881, n° 7).
48. Pettit, *Sur les corps surrénaux des vertébrés* (Bull. Soc. zool. de France, t. XX, n° 10).
49. Prenant, *Recherches sur le développement et l'histologie des dérivés branchiaux, thymus, thyroïde* (Soc. biol. Paris, t. V, 1894).
50. De Quatrefages, *Embryons de Syngnathe* (Ann. des Sc. nat. Zool., 2e série, t. XVIII, 1842).
51. Ryder, *A contribution to the developpement and morphology of the Lophobranchiate* (Bull. U. S. Fish. Comm., 1881, p. 191).
52. Schaff Ernst, *Untersuchungen über das integument der Lophobranchier* (Inaug. Diss. Kiel. Lipsius et Tischer, 1886).
53. Alf. Schaper, *Beitrage zur Histologie der glandula carotica* (Archiv. f. Mic. Anat., Bd. XL, p. 287).
54. Smith, G. Elliot, *Olfactory Bulb of the Hippocampus* (Anat. Anz., Bd. X, n° 15).
55. Swain, *A rewiew of the Syngnathinæ of the United States* (Proc. U. S. nat. Mus., vol. V et VII).
56. Vincent Swale, *On the suprarenales capsules of Fishes* (The Zoologist., vol. XIX).
57. Weldon, *On the suprarenal Bodies of Vertebrated* (Quarterly Journal of Microscop Sc., 1885).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XXI

Fig. 1. — Poche de *Syngnathus acus* ouverte par décollement des deux bords et vue par la face ventrale. Dans la région antérieure, les alvéoles sont vides, les œufs ayant été enlevés ; dans la région postérieure, les œufs sont en place. Gross. env. 2 d.

Fig. 2. — Coupe transversale de la région thyroïdienne de *Entelurus æquoreus* au niveau de la quatrième fente branchiale. — *ae*, paroi de la vésicule thyroïdienne ; *co*, substance colloïde ; *aba*, artère branchiale ascendante. 190 d.

Fig. 3. — Coupe faite perpendiculairement à la paroi interne de la poche et sur les côtés. *Syngnanthus Dumerilii.* — *cs*, capillaire sanguin ; *ei*, épithélium tapissant l'intérieur de la poche ; *tc*, tissu conjonctif lâche occupant l'espace situé entre l'épithélium interne de la poche et la paroi, externe. 190 d.

Fig. 4. — Coupe transversale du corps de *S. Dumerilii* adulte, faite un peu en avant de l'anus, pour montrer le rein et les capsules surrénales. — *ao*, aorte ; *tly*, tissu lymphoïde ; *cs*, capsule surrénale entourée de pigment ; *ur*, uretère ; *cd*, veine cardinale postérieure droite ; *pi*, pigment ; *ch*, chorde dorsale. 100 d.

Fig. 5. — Coupe transversale dans la totalité du corps de *S. Dumerilii*, dans la région caudale, au niveau de la poche, et avant la gestation. — *tc*, tissu conjonctif lâche, à grandes mailles, situé sous l'épithélium interne de la poche. 20 d.

Fig. 6. — Coupe transversale dans la région caudale de *S. Dumerilii*, montrant le tissu lymphoïde entourant l'artère et la veine caudales. Cette figure correspond à un espace intervertébral. — *ch*, chorde dorsale ; *gs*, ganglion sympathique ; *cs*, capillaire sanguin ; *vc*, veine caudale ; *tly*, tissu lymphoïde ; *ao*, aorte. 198 d.

Fig. 7. — Une portion d'une vésicule thyroïdienne de la figure 2. — *co*, substance colloïde en formation. Au-dessous des taches claires sont les noyaux des cellules de la paroi de la vésicule thyroïdienne. 850 d.

Fig. 8. — Coupe transversale dans la région des capsules surrénales d'un embryon de *S. acus*. La coupe passe un peu en avant de l'anus. L'embryon avait 6 millimètres de longueur. — *cs*, capsule surrénale ; *c*W, tube de Wolff. 800 d.

PLANCHE XXII

Fig. 1. — Coupe transversale de la colonne vertébrale et de la moelle épinière de *S. Dumerilii*, montrant le rein et le tissu lymphoïde en place. Cette coupe passe par le centre d'une vertèbre. — *me*, moelle épinière ; *ch*, chorde dorsale ; *tly*, tissu lymphoïde ; *ao*, aorte ; *ur*, uretère ; *cd*, veine

cardinale postérieure droite ; *tu*, tube urinifère rénal ; *gr*, ganglion rachidien ; *cs*, capillaire sanguin ; *gs*, ganglion sympathique. 190 d.

Fig. 2. — Coupe transversale d'un embryon de *S. Dumerilii*, fixé au moment où la poche s'ouvrait naturellement pour la sortie des jeunes. — *ch*, chorde dorsale ; *cW*, tube de Wolff ; *cd*, veine cardinale postérieure droite ; *ao*, aorte ; *ov*, organe génital. Autour de l'aorte apparaissent quelques cellules qui sont le rudiment du futur tissu lymphoïde périrénal. 520 d.

Fig. 3. — Coupe transversale dans la région branchiale d'un très jeune embryon de *S. Dumerilii*, au niveau de la cinquième fente branchiale. — *ph*, pharynx ; *tr*, bulbe artériel : *aba*, vésicule thyroïdienne. 190 d.

Fig. 4. — Coupe transversale parallèle à la coupe de la figure 1, mais passant dans un espace intervertébral. *S. Dumerilii*. — *me*, moelle épinière ; *ch*, chorde dorsale ; *ao*, aorte ; *tly*, tissu lymphoïde ; *ur*, uretère ; *tu*, tube urinifère ; *cd*, veine cardinale postérieure droite. 190 d.

Fig. 5. — Coupe transversale du rein de *Nerophis lumbricoidalis*, pour montrer la disposition des tubes urinifères autour de la veine cardinale. — *ur*, uretère ; *tu*, tube urinifère ; *cd*, veine cardinale postérieure droite seule développée. 520 d.

Fig. 6. — Coupe suivant un plan perpendiculaire à la paroi interne de la poche de *S. Dumerilii*, peu avant que les œufs viennent s'y fixer. L'épithélium présente des plis qui permettront la fixation des œufs. — *ei*, épithélium ; *cs*, capillaire sanguin. 800 d.

Fig. 7. — Coupe faite dans les mêmes conditions que la figure précédente, mais après la fixation des œufs dans la poche. — *mv*, membrane vitelline de l'œuf ; *ei*, épithélium interne de la poche. 520 d.

Fig. 8. — Coupe dans un groupe de deux vésicules thyroïdiennes de *Hippocampus guttulatus* jeune ; la longueur totale de l'animal était 4 centimètres. — *cs*, capillaire sanguin ; *co*, substance colloïde. Les capillaires sont intimement appliqués contre la paroi de chaque vésicule. 520 d.

Fig. 9. — Coupe transversale faite dans la région postérieure de la chambre branchiale, au niveau de l'orifice expirateur. La moitié seulement de la préparation a été figurée, l'autre moitié étant symétrique. *Nerophis lumbricoidalis* adulte. — *ex*, orifice expirateur ; *cs*, capillaire sanguin ; *tm*, thymus ; *chb*, chambre branchiale ; *ly*, sinus lymphatiques ; *ph*, pharynx.

Fig. 10. — Coupe faite dans les mêmes conditions que celle qui a été représentée figure 5, mais passant à un autre niveau. — *ur*, uretère ; *cd*, veine cardinale postérieure droite ; *tu*, tube urinifère. *Nerophis lumbricoidalis*. 520 d.

PLANCHE XXIII

Fig. 1. — Région antérieure du tube digestif de *Syngnathus acus*. Le dessin a été exécuté, l'animal étant ouvert par la face ventrale ; le foie qui se trouvait à gauche sur la préparation a été déplacé à droite. L'injection a été faite au bleu de Prusse. — *ai*, artère intestinale ; *as*, artère splénique ; *vs*, veine splénique ; *vb*, vésicule biliaire ; *h*, foie ; *ah*, artère hépatique ; *ap*, artère pancréatique ; *vp*, veine pancréatique ; *p*, pancréas ; *vn*, vessie natatoire dont on ne voit que la masse jaune antérieure très vasculaire. Gross. 2 d.

Fig. 2. — *S. acus*. Deux houppes branchiales voisines ont été isolées ; sur l'une d'elles, une partie des lamelles branchiales secondaires a été enlevée. — *lc*, lamelle cartilagineuse de soutien ; *lmp*, lamelle branchiale principale ; *lms*, lamelle branchiale secondaire perpendiculaire au plan

de la lamelle branchiale principale. Les vaisseaux ont été injectés.

Fig. 3. — Région antérieure du tube digestif de *Syngnathus Dumerilii.* L'animal a été ouvert par la face ventrale, et le foie rejeté un peu vers la gauche de la préparation, pour montrer les canaux pancréatique et cholédoque, et la distance qui sépare leurs orifices d'entrée dans l'estomac; *oe*, œsophage; *es*, estomac; *h*, foie; *p*, pancréas; *i*, intestin; *cp*, canal pancréatique; *ch*, canal cholédoque; *vb*, vésicule biliaire. Les canaux pancréatiques sont en bleu, et les canaux biliaires en noir. 3 d.

Fig. 4. — *Syngnathus acus*; la cavité branchiale a été ouverte sur la ligne médiane ventrale; les muscles sterno-thyroïdiens qui masquaient le bulbe et l'artère branchiale ascendante ont été enlevés; le péricarde a été ouvert. — *br*, houppes branchiales; *ba*, bulbe artériel; *v*, ventricule; *o*, oreillette; *h*, foie.

Fig. 5. — Coupe transversale faite dans une capsule surrénale d'un embryon de *S. acus*. La vésicule d'abord unique et accolée au tube de Wolff va se diviser en deux autres. — *c*W, tube de Wolff; *cs*, vésicule surrénale. 800 d.

Fig. 6. — Coupe par un plan perpendiculaire à la paroi de la poche de *S. Dumerilii*, avant la gestation. — *ex*, épithélium externe, *tcd*, tissu conjonctif dermique dense au-dessous duquel se trouve un tissu conjonctif lâche; *ei*, épithélium interne; *cs*, capillaire sanguin. 190 d.

Fig. 7. — Embryon de *S. Dumerilii*, pris dans la poche du mâle. — *v*, ventricule; *o*, oreillette; *vt*, vitellus; *vsi*, veine sous-intestinale; *ao*, aorte. Dans la région caudale, l'artère et la veine caudales se continuent l'une par l'autre, à plein canal. 40 d.

PLANCHE XXIV

Fig. 1. — Région centrale de l'appareil circulatoire de *Hippocampus vulgaris*, vue par la face ventrale. Le cœur a été enlevé, et les deux masses branchiales représentées schématiquement par leur contour. — *br*, masse branchiale; *vd*, veine de Duvernoy; *tr*, corps thyroïde; *cd*, veine cardinale postérieure droite; *h*, foie; *c*C, canal de Cuvier.

Fig. 2. — Même préparation que la précédente, mais les deux masses branchiales ont été enlevées. — *cd*, veine cardinale postérieure droite; *vh*, veine hépatique; *c*C, canal de Cuvier; *vj*, veine jugulaire transformée en un large sinus.

Fig. 3. — Coupe suivant un plan transversal perpendiculaire à la ligne de soudure des deux bords de la poche. — *el*, épithélium recouvrant chaque lèvre de la poche et servant à produire la soudure des deux bords de cette poche; *ex*, épithélium recouvrant les parois de la poche à l'extérieur; *tcd*, tissu conjonctif dense situé dans l'épaisseur des parois de la poche et leur donnant de la rigidité; *ei*, épithélium tapissant l'intérieur de la poche; *cs*, capillaire sanguin. 190 d.

Fig. 4. — Extrémité caudale d'un embryon de *S. Dumerilii*, extrait de la poche. — *nc*, nageoire caudale; *cvi*, cœur veineux; *ao*, aorte caudale; *vc*, veine caudale; *ch*, chorde dorsale. L'animal a été étudié et dessiné vivant sous le compresseur. 100 d.

Fig. 5. — Œuf de *Syngnathus Dumerilii* pris dans la poche du mâle et vu de profil. — *dg*, disque germinatif; *vt*, vitellus. 20 d.

Fig. 6. — Coupe de la peau de *Syngnathus Dumerilii* adulte. Cellules superficielles de l'épiderme allongées en bâtonnets; *d*, tissu conjonctif dermatique; *tf*, tissu fibreux squelettique du derme. 520 d.

Fig. 7. — Une avéole de la poche de *S. acus*, injectée au bleu Ranvier et montrant les nombreux capillaires qui circulent dans l'épaisseur de sa paroi. Ce dessin est la reproduction exacte d'une photographie microscopique d'une alvéole injectée. Le cliché a été ensuite agrandi et la figure 7 est la reproduction de cet agrandissement.

PLANCHE XXV

Fig. 1. — Embryon de *Syngnathus Dumerilii* à un stade qui précède très peu l'époque de la sortie de la poche. — *gp*, glande pinéale ; *ot*, otolithe ; *ai*, artère intestinale ; *h*, foie ; *me*, moelle épinière ; *cd*, veine cardinale postérieure droite ; *ao*, aorte ; *amp*, artère mésentérique postérieure *vsi*, veine sous-intestinale ; *o*, oreillette ; *v*, ventricule ; *ba* bulbe artériel ; *ch*, plexus choroïde du quatrième ventricule. 25 d.

Fig. 2. — Une portion d'une coupe transversale faite dans la masse branchiale de *S. Dumerilii*. Trois houppes voisines ont été figurées. — *lc*, lamelle cartilagineuse de soutien ; *lmp*, lamelle branchiale principale ; *lms*, lamelle branchiale secondaire montrant les nombreuses sections des capilaires sanguins. 190 d.

Fig. 3. — Coupe suivant un plan perpendiculaire à la surface d'une lamelle branchiale secondaire. — *cs*, capillaire sanguin. *S. acus*. 580 d.

Fig. 4. — Coupe transversale d'un embryon de *S. Dumerilii*, montrant le bourgeon surrénal greffé sur le tube de Wolff. — *as*, aorte ; *cW*, tube de Wolff ; *vc*, veine cardinale postérieure droite ; *cs*, bourgeon du tube de Wolff formant une vésicule surrénale. La coupe passe au niveau de l'anus. 200 d.

Fig. 5. — Membrane de l'œuf de *Nerophis lumbricoïdalis*, avant la sortie de l'ovaire. — *ef*, épithélium du follicule ; *zr*, zona radiata ; *g*, zone granuleuse ; *an*, zone anhyste ; *vt*, vitellus. 1000 d.

PLANCHE XXVI

Fig. 1. — Coupe transversale faite dans la totalité du corps de *S. Dumerilii*, dans la région de la poche contenant plusieurs rangées d'embryons. — *emb*, embryon ; *vt*, vitellus ; *al*, épithélium interne de la poche soulevé pour former la paroi d'une alvéole qui contient dans son épaisseur de nombreux capillaires sanguins *cs* ; *li*, écusson latéral inférieur envoyant un prolongement dans la paroi de la poche ; *ls*, écusson latéral supérieur. 20 d.

Fig. 2. — Coupe de la peau de *Nerophis lumbricoidalis*. — *e*, cellules de l'épiderme disposées en deux assises superposées ; *cst*, cuticule ou plateau cuticulaire ; *cca*, cellule calciforme à mucus. 1200 d.

Fig. 3. — Coupe de la paroi de la vessie natatoire de *S. Dumerilii*. Cette coupe intéresse la région moyenne de l'organe. — *ei*, épithélium interne de la vessie natatoire ; *cs*, capillaire sanguin. 520 d.

Fig. 4. — Coupe transversale dans la région de la poche de *S. Dumerilii*. L'animal, de petite taille, n'avait que deux rangées d'œufs ; la moitié seulement de la coupe, avec un œuf en place, a été représentée. — *sqd*, squelette dermique ; *dg*, disque germinatif ; *cs*, capillaire sanguin ; *al*, alvéole au début de sa formation ; *vt*, vitellus. 20 d.

Fig. 5. — Coupe transversale de la région comprise entre le pharynx et le bulbe artériel, dans *Nerophis lumbricoidalis*, au niveau de la troisième fente branchiale. — *ph*, épithélium du pharynx ; *tr*, vésicule tyroïdienne ; *aba*, artère branchiale ascendante. 190 d.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

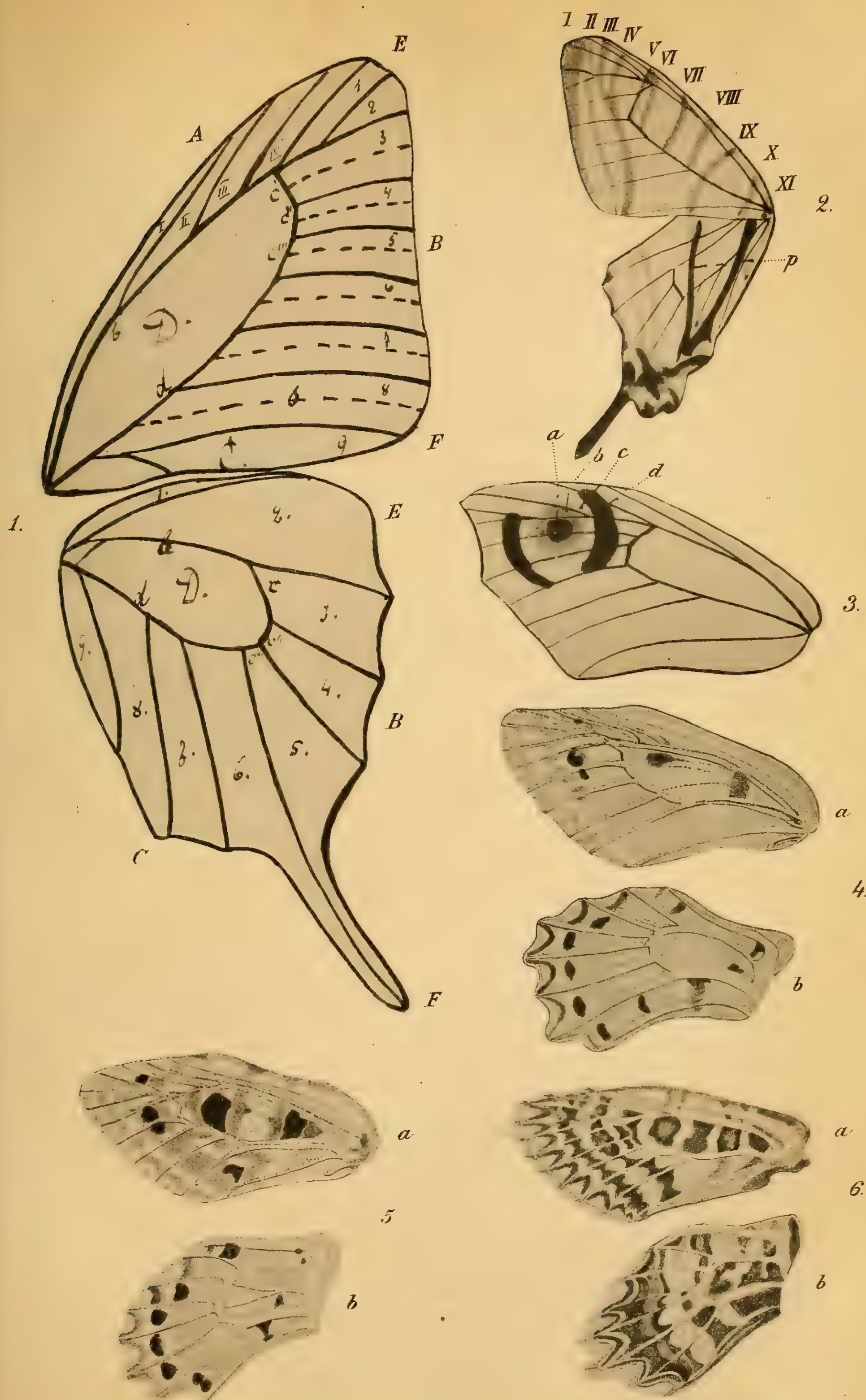
TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.



Imp.ies Berthaud, Paris.

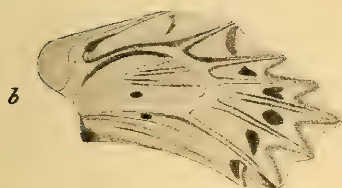
Masson et C.ie Éditeurs.

7

a



b

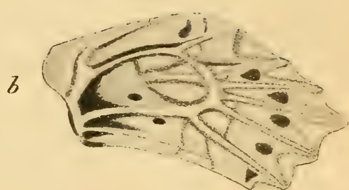


8

a

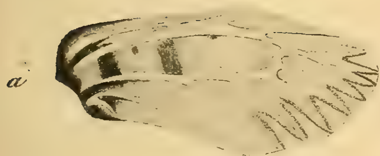


b



9

a

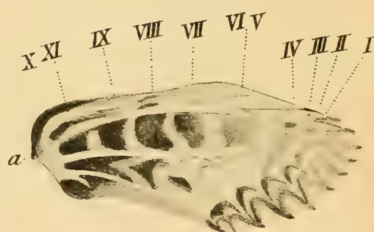


b

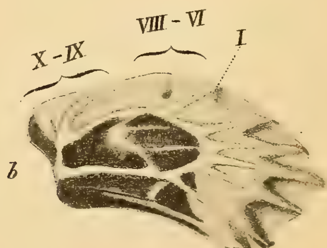


10

a



b



11

a



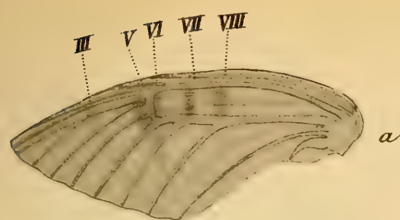
b



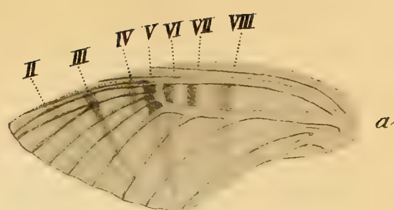
Imp[ies] Berthaud, Paris.

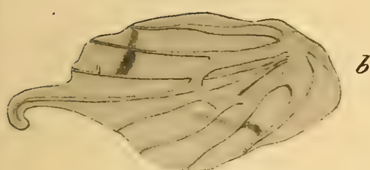
Masson et Cie Éditeurs.

12



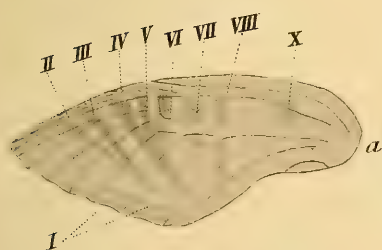
13



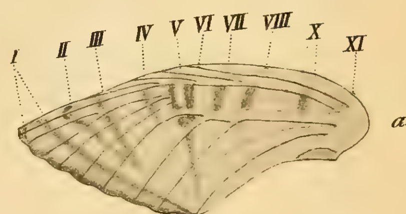


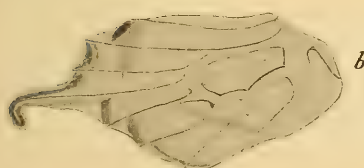


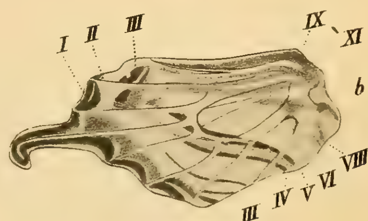
14



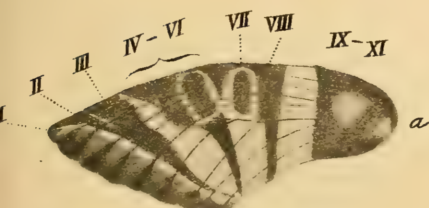
15

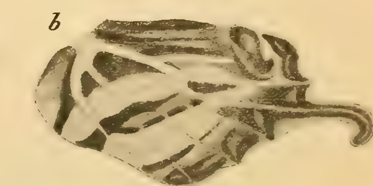






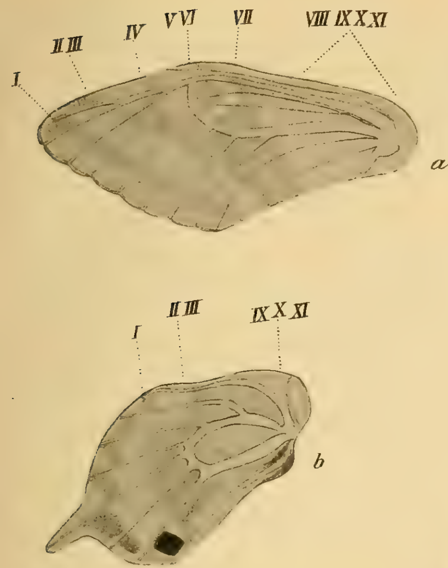
16





Imp^ies Berthaud, Paris.

Masson et Cie Éditeurs.



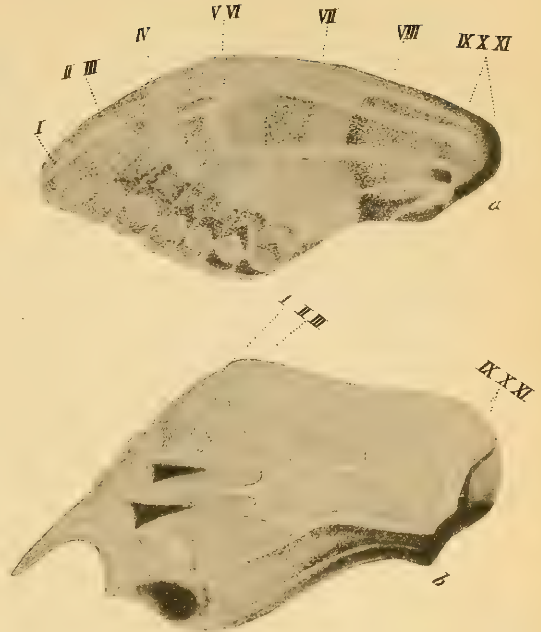
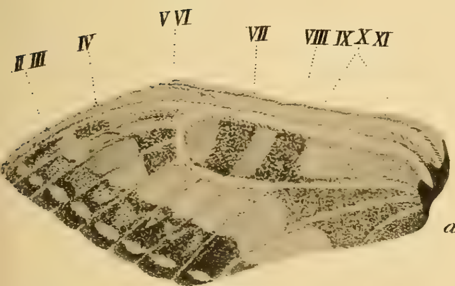
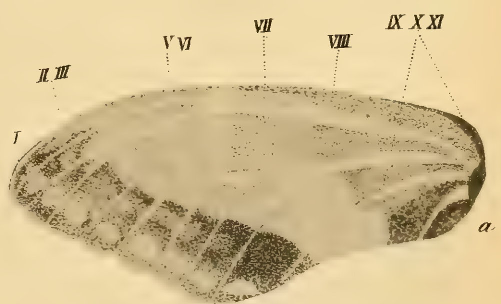


Fig. I.

Fig. II.





I II. III. IX X XI b

I II III VI IX X XI b

Fig. III

Fig. IV.

Papilio machaon.

Imp.ies Berthaud, Paris.

Masson et C.ie Éditeurs.

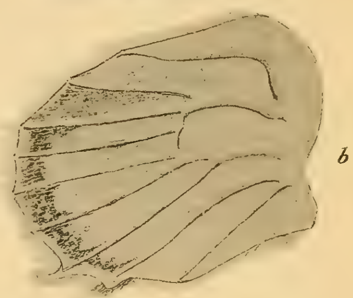
21



22



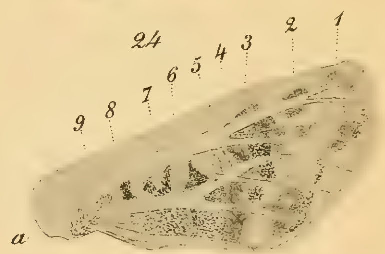




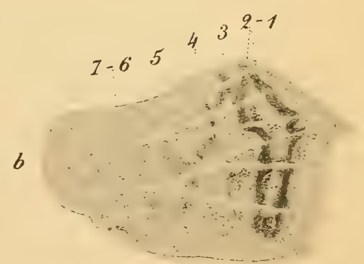
23



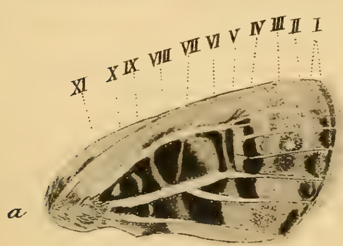
24

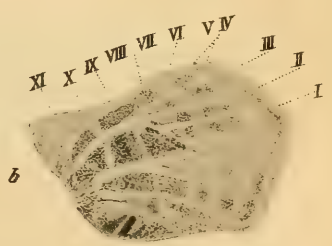






25

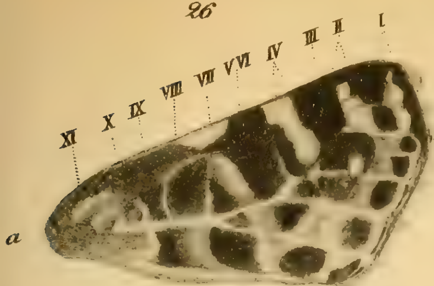




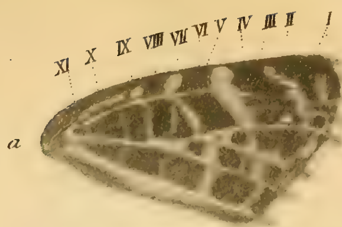
Imp.ies Berthaud, Paris.

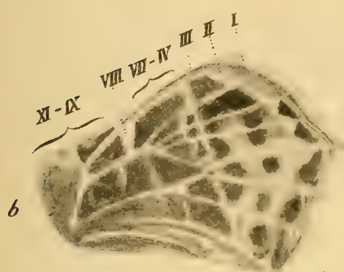
Masson et C.ie Éditeurs.

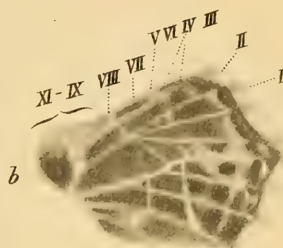
26



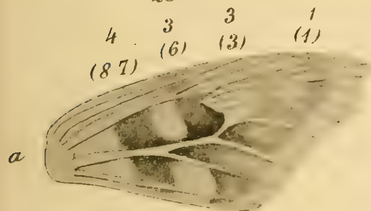
27



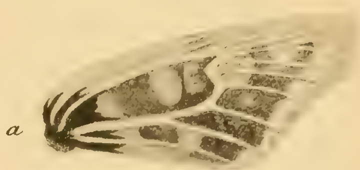


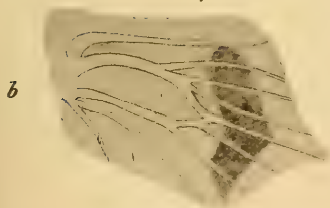


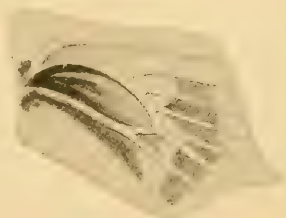
28



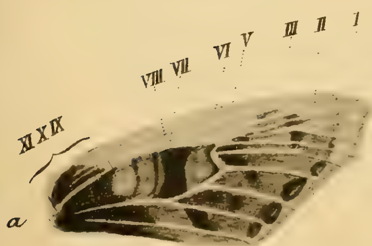
29

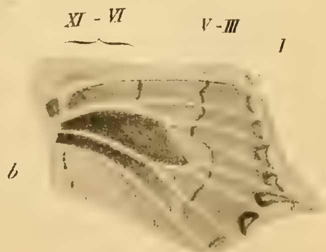






30

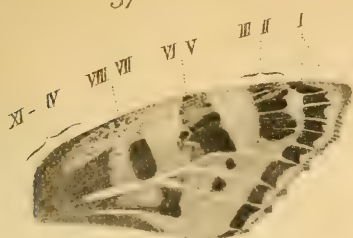




Impies Berthaud, Paris.

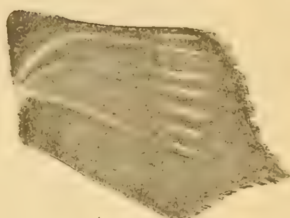
Masson et Cie Éditeurs.

31

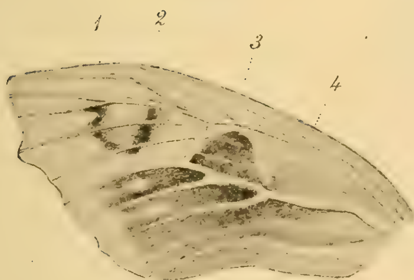


32

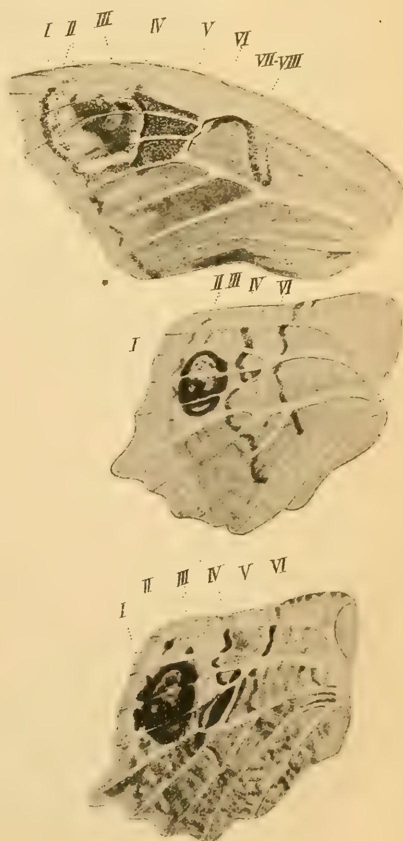




33



34



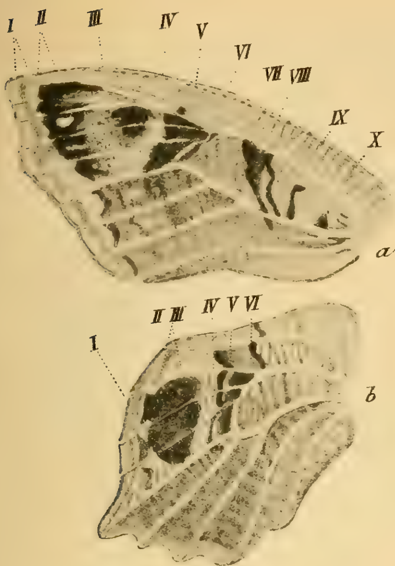


35

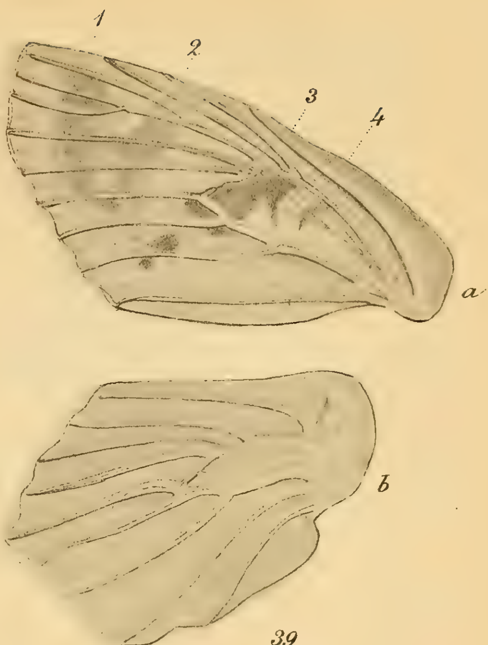
Impies Berthaud, Paris.

Masson et Cie Éditeurs.

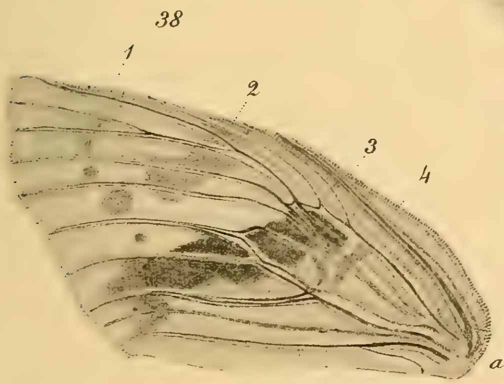
36



37



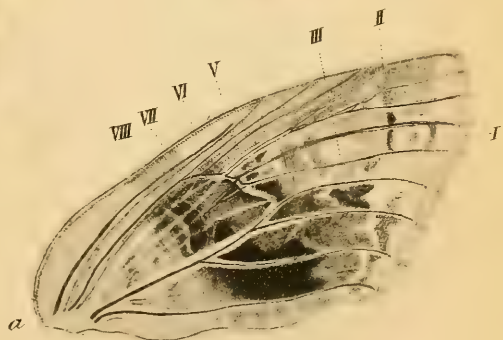
38



39



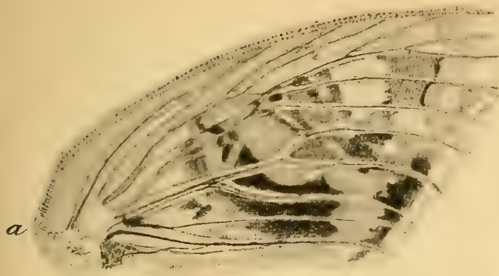




Impies Berthaud, Paris.

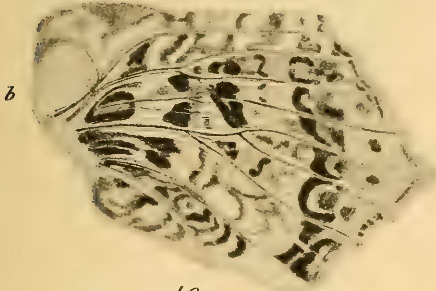
Masson et Cie Éditeurs.

40



41

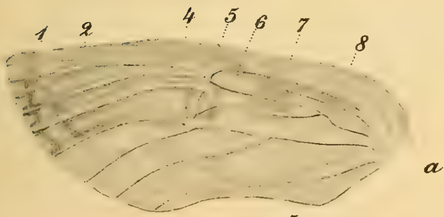


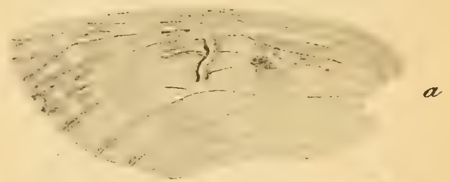




42

43

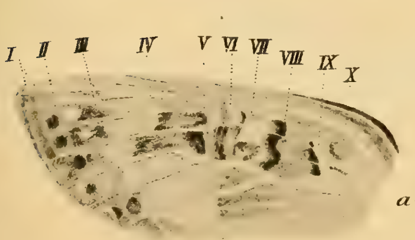


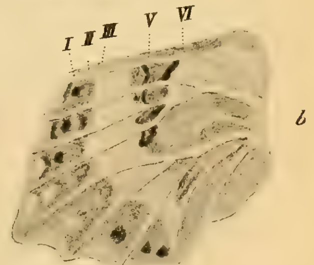






44

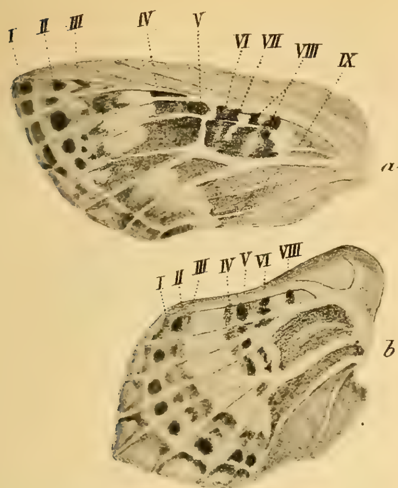




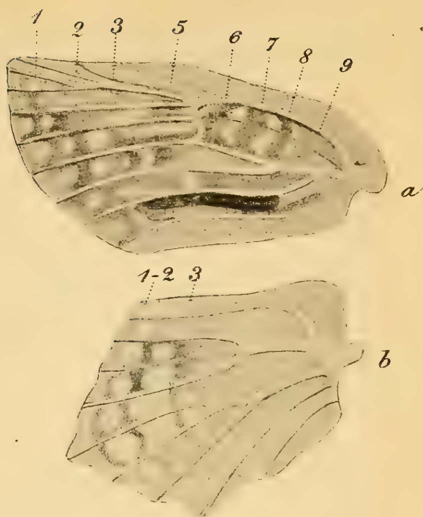
Imp.ies Berthaud, Paris.

Masson et C.ie Éditeurs.

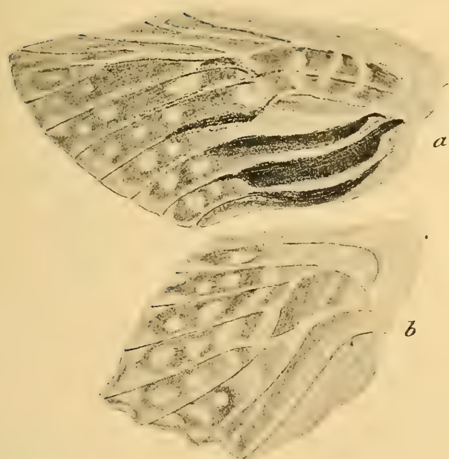
45



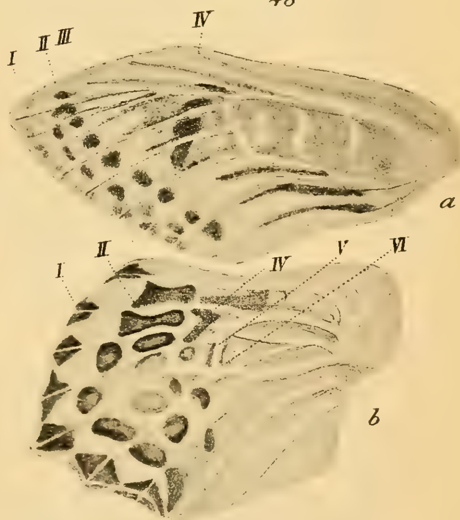
46



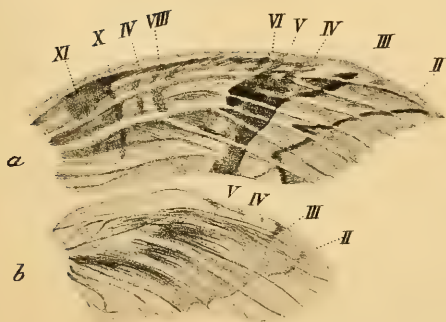
47



48



49

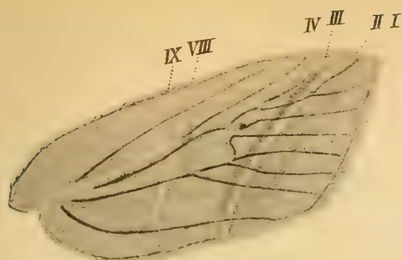


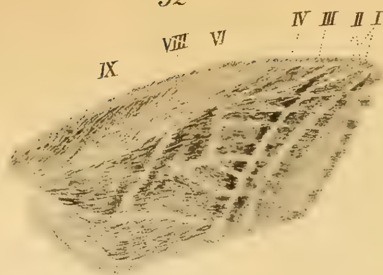
50



Imp.ies Berthaud, Paris.

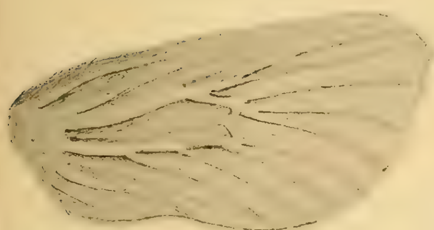
Masson et C.ie, Éditeurs.





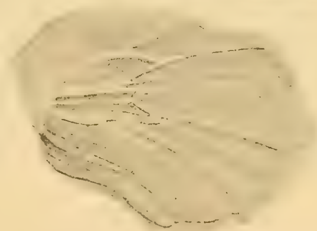


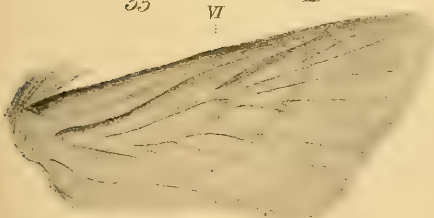


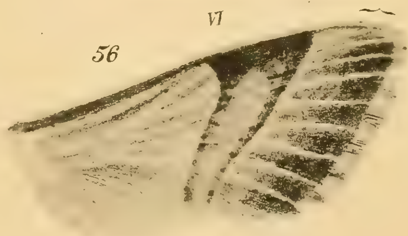




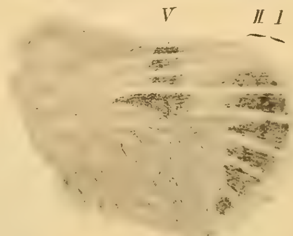






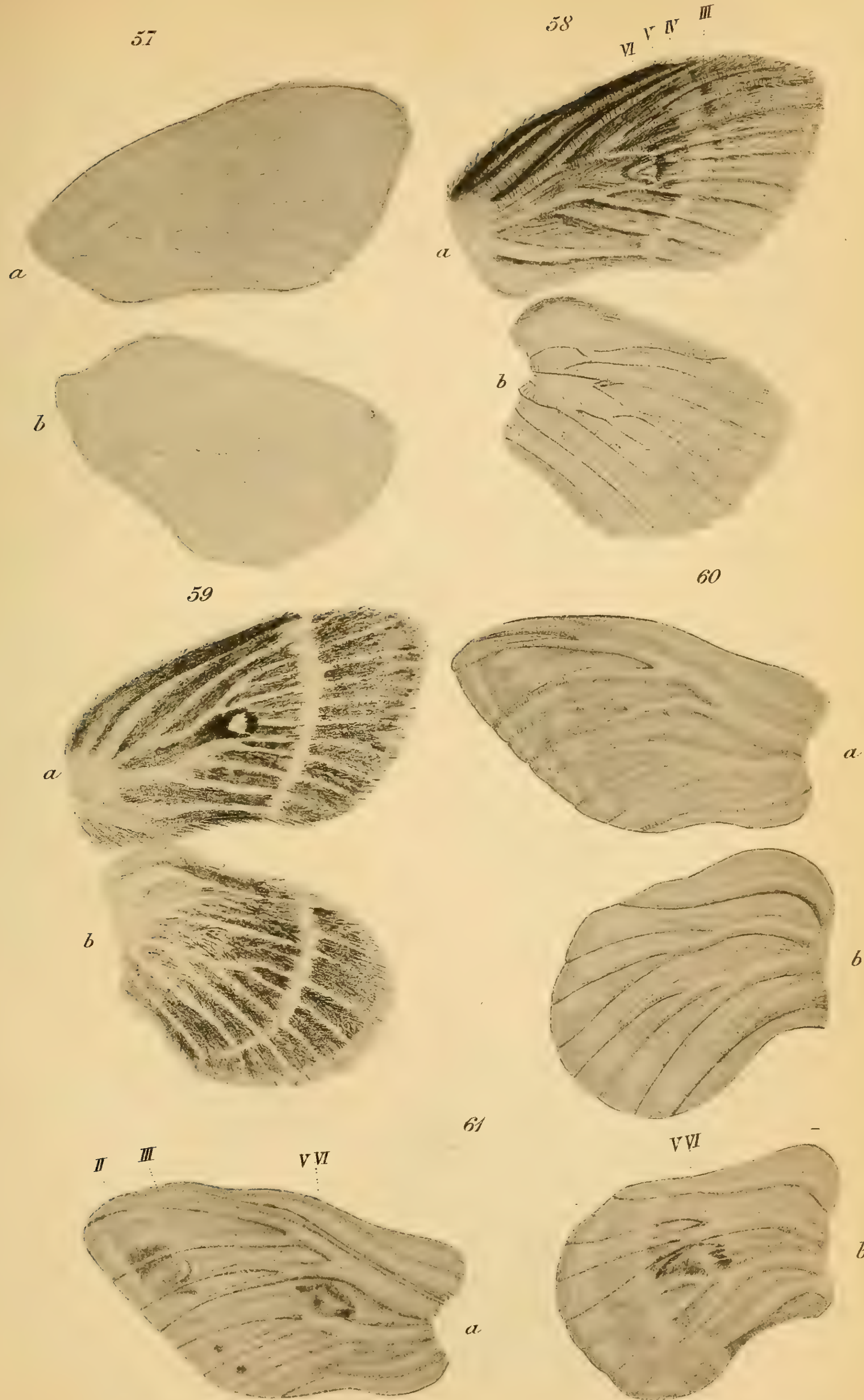






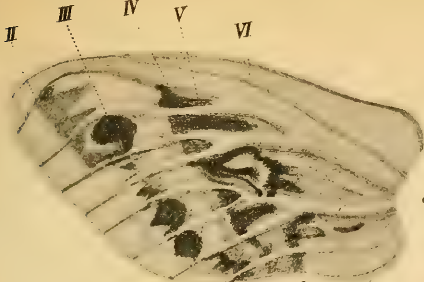
Imp^ies Berthaud, Paris.

Masson et Cie, Éditeurs.

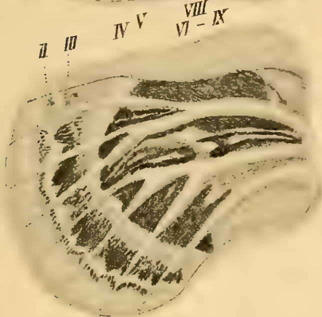


Imp^ies Berthaud, Paris.

Masson et Cie, Éditeurs.

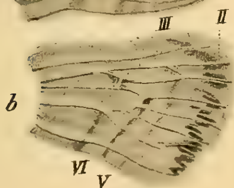












65

a

IX VIII VI V IV IV III II I

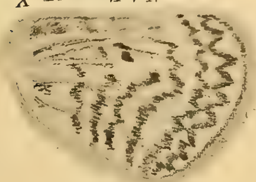
b

VI

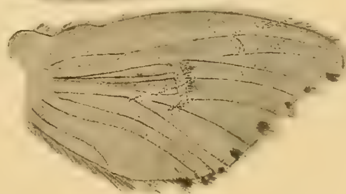
III

IX VIII X IV









Imp^ies Berthaud, Paris.

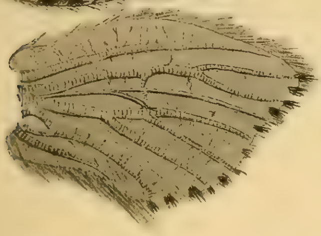
Masson et Cie Éditeurs.

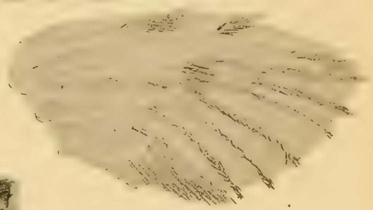
68



69







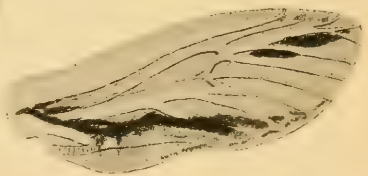
72



70



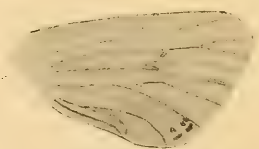
71





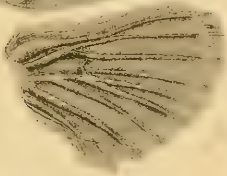
73





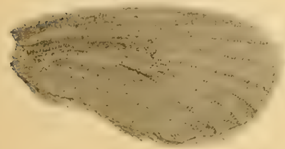
74

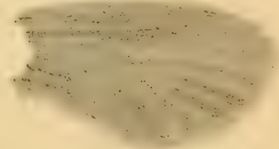




75



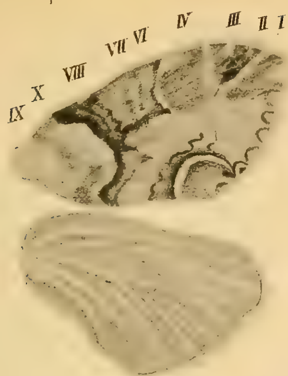




Impies Berthaud, Paris.

Masson et Cie Éditeurs.

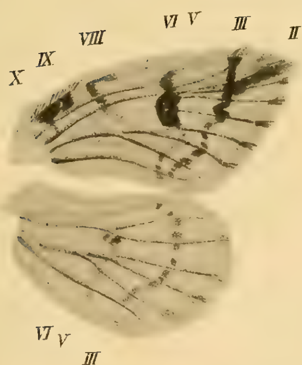
76



77



78



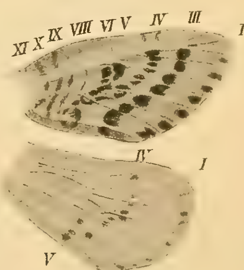
79



80



81



82



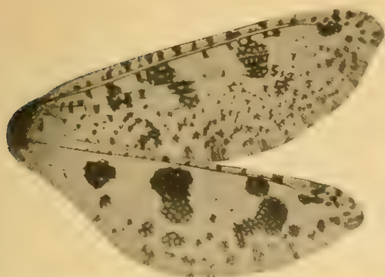
83



Impies Berthaud, Paris.

Masson et Cie Éditeurs.

84



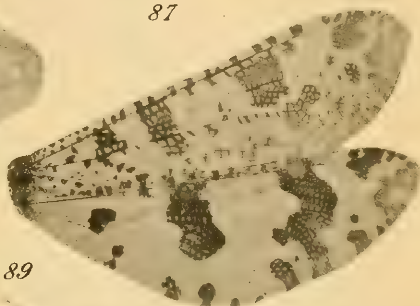
85



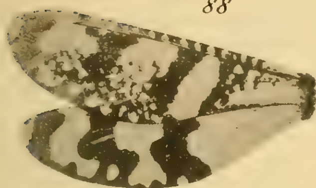
86



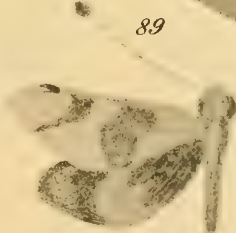
87



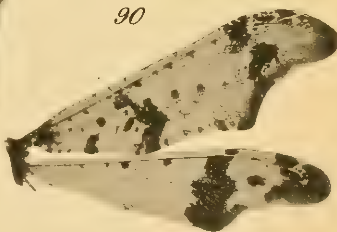
88



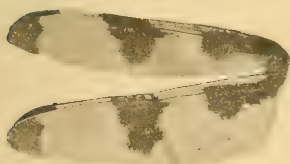
89



90



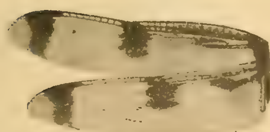
91



91 a



92



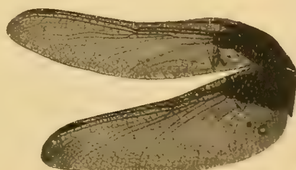
93



94



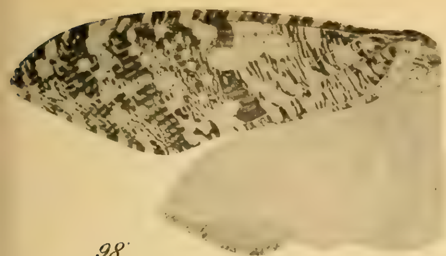
95



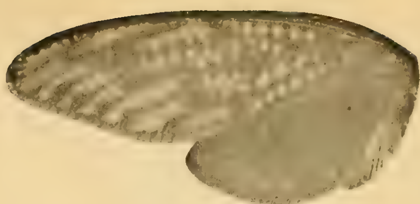
Imp[ies] Berthaud, Paris.

Masson et C.ie Éditeurs.

96



97



98



99



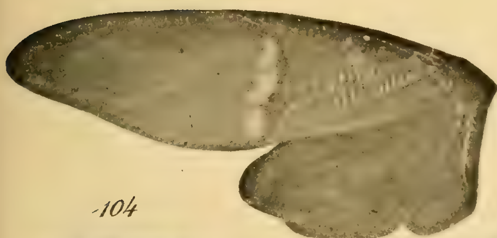
100



101



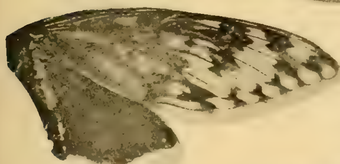
102



103



104



105



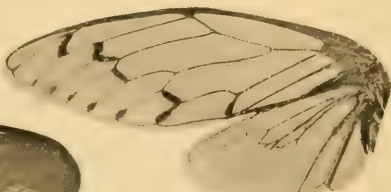
107



106



108



109



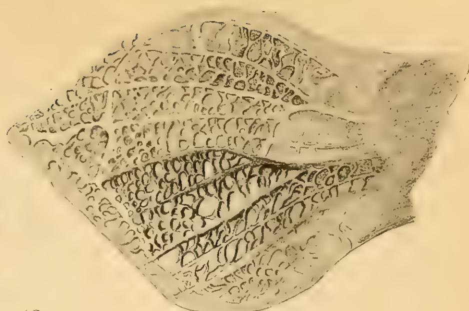
110



Impies Berthaud, Paris.

Masson et Cie Éditeurs.





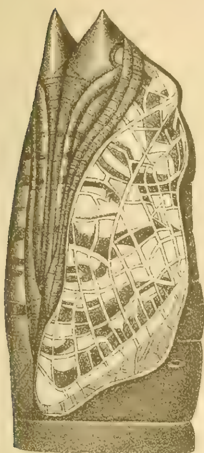




Imp.ies Berthaud, Paris.

Masson et C.ie Éditeurs.

115



116



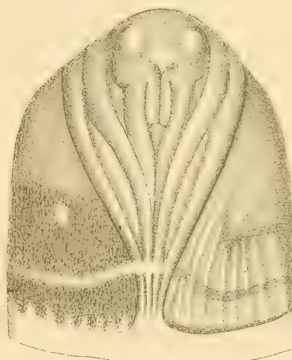
117



118



119



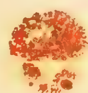
120



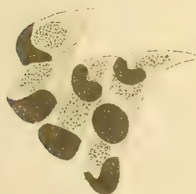
122



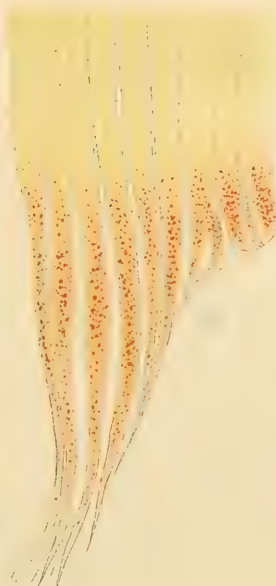
121



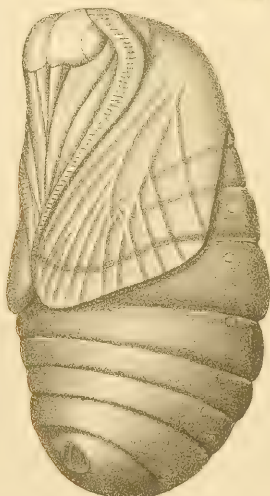
123



124



126



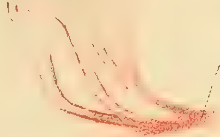
125

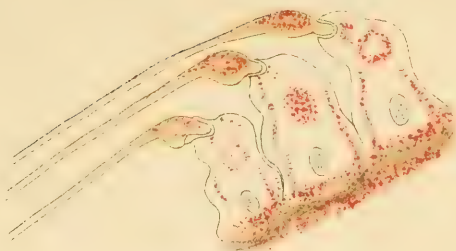


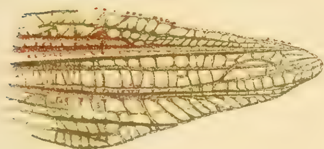
A. Bénard, lith. Impr.ie Lemercier, Paris

Masson et Cie, Editeurs.











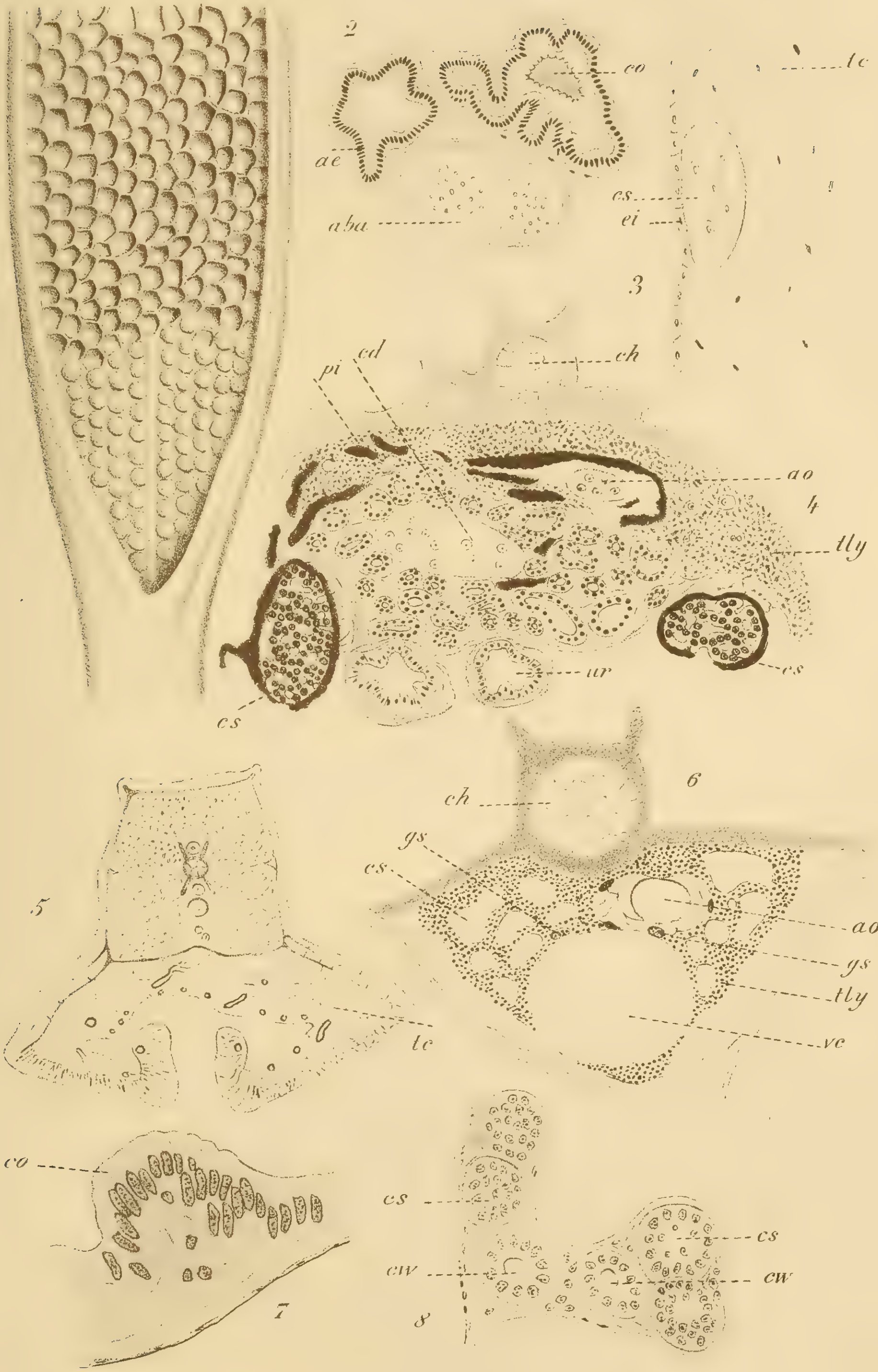






A. Bénard, lith. Impies Lemercier, Paris

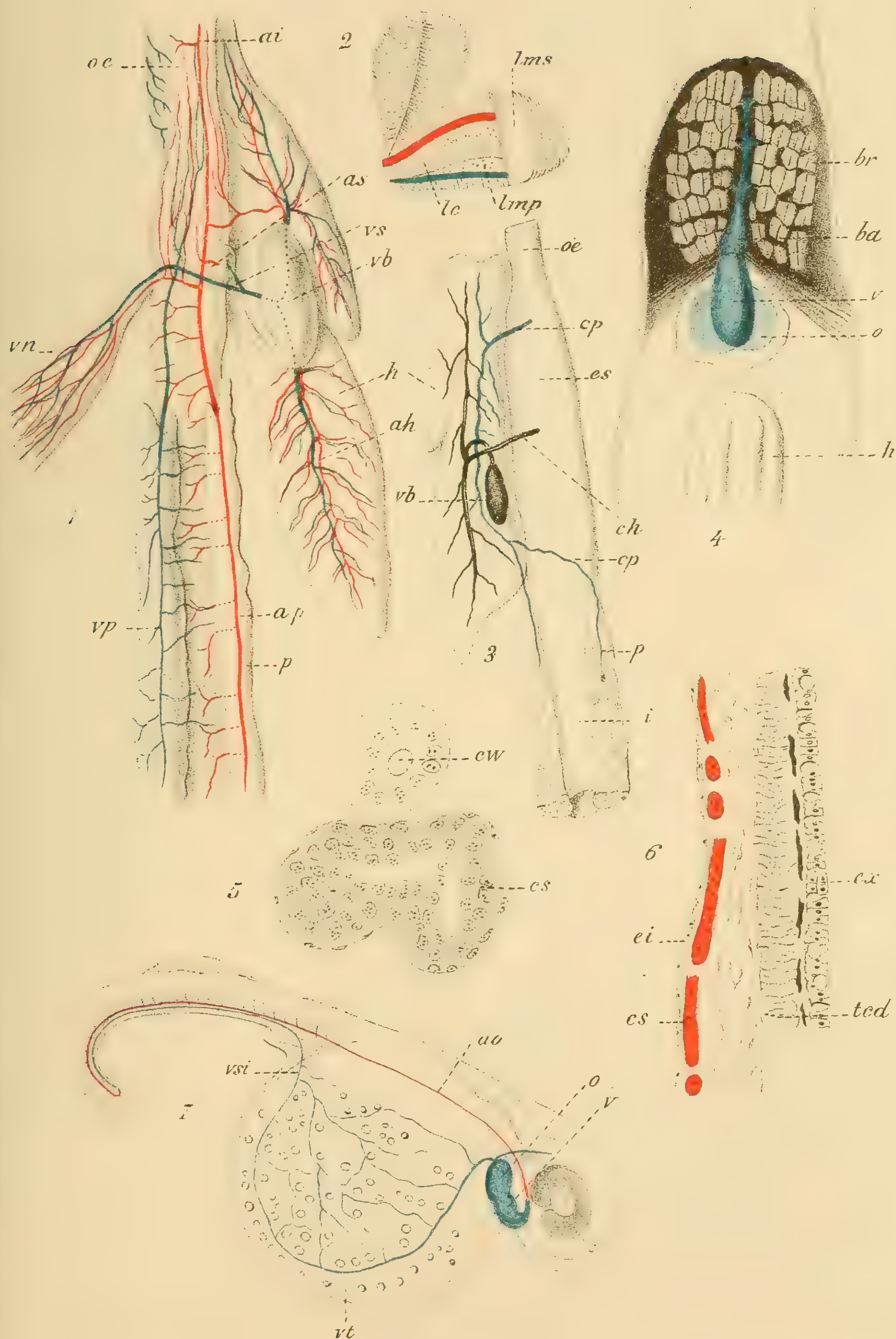
Masson et Cie, Editeurs.



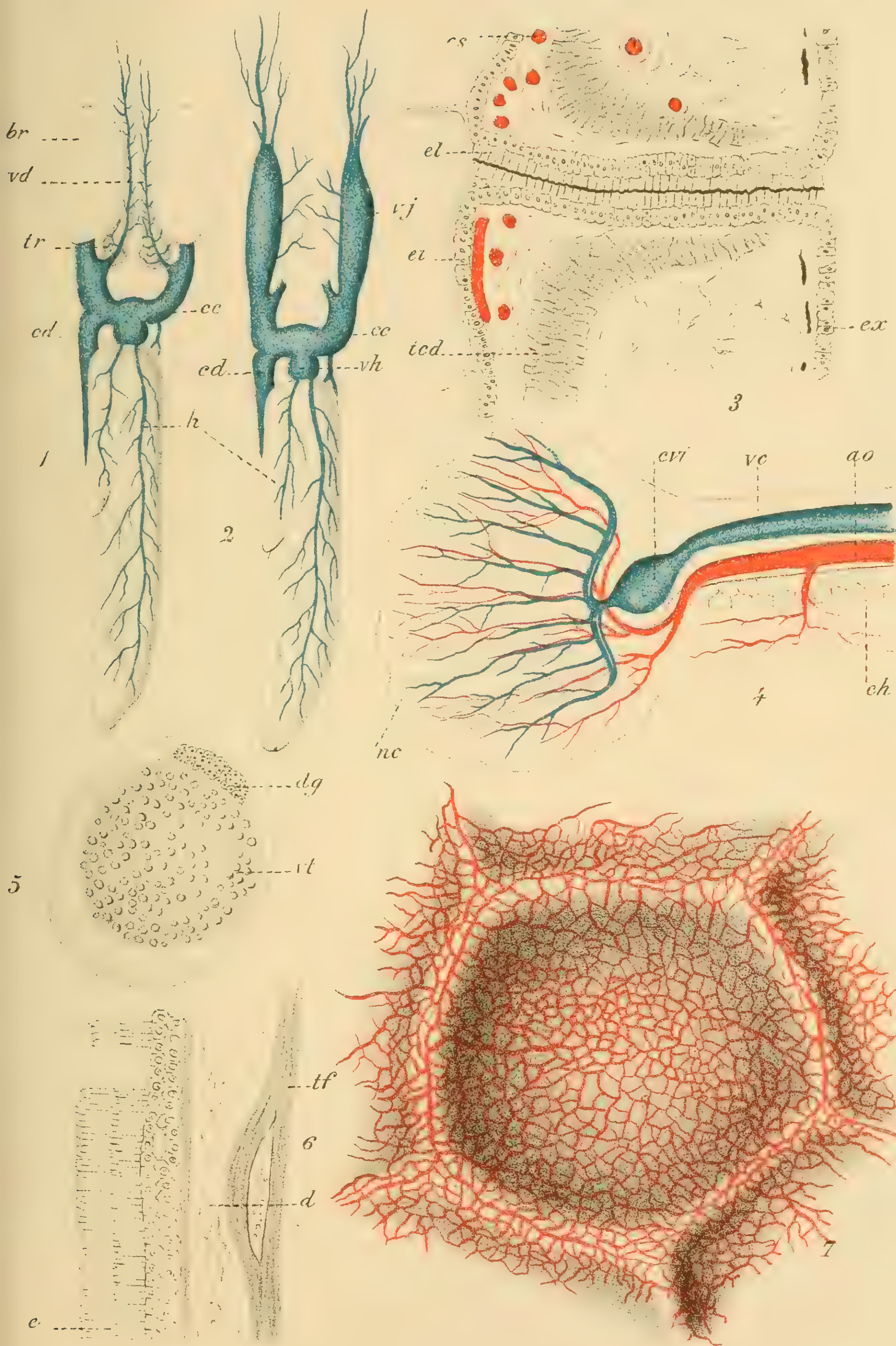
Nicolet lith. Masson et Cie, Editeurs Imp. L. Lafontaine.

1 2
ch mc
gr ch gs tu ur cd ur ao tly cs
cw cd cw ao ov
ur mc
3 4 5
ph tr aba cd tu ch ao tly ur ur cd tu ur
mv ci
6 7
cs ci cx cs tm ly
ur tu cd ph
8 9 10
cs co chb ur

Nicolet lith. Masson et Cie Editeurs. Imp. L. Lafontaine



Nicolet lith. Masson et Cie. Editeurs. Imp. L. Lafontaine.



Nicolet lith. Masson et Cie, Editeurs. Imp. L. Lafontaine.

gp
ch
ot
ba
v
o
ai
h
me
cs
cd
ao
vsi
amp
1
lc
lmp
lms
3
as
cw
vc
cs
cw
4
ef
zr
g
an
vt
5

Nicolet lith. Masson et Cie, Editeurs. Imp. L. Lafontaine.



Nicolet lith. Masson et Cie, Editeurs. Imp. L. Lafontaine.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XIV. Nos 1 à 3

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIV. — Nos 1 à 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1902

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.

Ce cahier a été publié en mars 1902.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.......................... **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare).*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..............................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XIV. Nos 4 à 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIV. — Nos 4 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1902

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en avril 1902.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume........................ **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Géologie, 22 volumes..............................		330 fr.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE, 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

TROISIÈME ANNÉE

La Géographie

BULLETIN

DE LA

Société de Géographie

PUBLIÉ TOUS LES MOIS PAR

Le baron HULOT
SECRÉTAIRE GÉNÉRAL DE LA SOCIÉTÉ

Charles RABOT
SECRÉTAIRE DE LA RÉDACTION

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 MARS 1902

CONDITIONS DE LA PUBLICATION

La Géographie, journal mensuel publié par la Société de Géographie, paraît le 15 de chaque mois, dans le format grand in-8. Chaque numéro, qui contient 80 pages environ, comprend des mémoires originaux, un bulletin donnant le mouvement géographique, un index bibliographique et le compte rendu des séances de la Société. Il est accompagné de cartes en noir et en couleurs et de figures dans le texte.

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL

PARIS : 24 fr. — DÉPARTEMENTS : 26 fr. — ÉTRANGER : 28 fr.

Prix du numéro : 2 fr. 50

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 1081